

Universidade de Lisboa
Faculdade de Ciências de Lisboa
Departamento de Biologia Animal



**Impacto da iluminação natural e artificial na disponibilidade
de macro-invertebrados bentónicos para as aves limícolas**

João Miguel Carreiras de Serra e Moura

Dissertação

Mestrado em Ecologia Marinha

Orientadores:

Doutora Teresa Catry

Professor Doutor Rui Rebelo

2016

Esta tese de mestrado foi desenvolvida no âmbito do Projeto: “Elos invisíveis: desvendando a origem de aves limícolas migradoras através de marcadores biogeoquímicos”, financiado pela Fundação para a Ciência e Tecnologia (PTDC/MAR/119920/2010).



Agradecimentos

Este trabalho não teria sido possível sem o apoio de várias pessoas:

Em primeiro lugar queria agradecer à minha orientadora, Doutora Teresa Catry, a riqueza dos seus conhecimentos científicos, a pertinência das suas indicações e, sobretudo, a sua infinita paciência e a sua presença constante.

Ao Professor Doutor Rui Rebelo, sempre disponível para as minhas solicitações e cujo apoio foi imprescindível.

Ao Doutor José Pedro Granadeiro, pelos conhecimentos que partilhou comigo e pelo auxílio na montagem técnica do equipamento utilizado no trabalho de campo.

Ao Ricardo Martins, pela sua generosidade na disponibilização de equipamento, na ajuda em solucionar problemas técnicos encontrados no decurso deste trabalho e também pelos seus conselhos na análise dos vídeos.

À Regina Bispo, à Marta Castel-Branco e à Sofia Azevedo Costa pelos valiosos contributos de índole estatística.

À Joana Santana pelos esclarecimentos que foram cruciais para a realização deste trabalho.

Ao Vitor Encarnação que permitiu a utilização das instalações do ICNF, no sítio das Hortas.

Ao Camilo Carneiro e ao João Guilherme, pela breve mas intensa ajuda numa primeira fase de trabalho de campo, que apesar dos seus esforços se terem tornado infrutíferos, foi um excelente ensaio de tudo o que pode correr mal, uma “escola” que serviu para aperfeiçoar as tentativas seguintes.

Ao Tiago pela companhia durante as longas noites de filmagens, a sua vigilância ajudou-me a focar no trabalho sem preocupações com os riscos de segurança.

Resumo

As áreas intertidais estuarinas estão entre as zonas húmidas costeiras mais importantes para muitas espécies de aves limícolas que as utilizam nas rotas como locais de invernada e paragem ao longo das suas rotas migratórias, e onde se alimentam de macro-invertebrados bentónicos durante o período de baixa-mar. Enquanto presas das aves limícolas, muitas das espécies de invertebrados vivem num equilíbrio constante entre a necessidade de desenvolver actividade à superfície do sedimento para se alimentarem e a necessidade de reduzir essa mesma actividade para minimizar o risco de predação por parte das aves. Desta forma, a compreensão dos ritmos de actividade dos invertebrados à superfície do sedimento e dos principais factores que a determinam, tem implicações para a interpretação do comportamento de alimentação das aves.

Estudos anteriores demonstraram que a intensidade da actividade superficial dos invertebrados depende da fase do ciclo da maré, da temperatura, da penetrabilidade e também das condições de inundação do sedimento. Contudo, pouco se sabe acerca do modo como a sua actividade varia entre o dia e a noite e particularmente de que forma as condições de iluminação natural (lua) e artificial (iluminação pública) influenciam esses padrões.

Os estuários estão historicamente associados a todo o tipo de actividade antropogénica, sendo as suas áreas periféricas locais extensivamente urbanizados. A exposição à iluminação artificial a que os habitats estuarinos adjacentes estão sujeitos durante a noite tem sido um dos impactos ambientais mais expressivos do último século e com tendência para aumentar.

São conhecidos alguns efeitos que a iluminação artificial tem sobre o comportamento alimentar de algumas espécies de aves limícolas, no qual estas beneficiam de melhores condições de visibilidade e detectabilidade das suas presas. Porém, desconhece-se em grande parte se os invertebrados também respondem a diferenças nas fontes e intensidade de luz e até que ponto podem alterar o comportamento em resposta a variações no risco de predação.

Com este estudo pretendeu-se comparar a actividade superficial do bivalve *Scrobicularia plana* e do poliqueta *Hediste diversicolor* em diferentes condições de iluminação natural e artificial. Assim, através da utilização de câmaras de vídeo, foi registada a actividade destas duas espécies durante a baixa-mar diurna e nocturna em condições de Lua nova e de Lua cheia, e numa área contígua a terreno urbanizado exposta à iluminação artificial e numa outra contígua a terreno desprovido de qualquer fonte de iluminação artificial, no estuário do Tejo, Portugal.

Verificou-se que o bivalve *S. plana* e o poliqueta *H. diversicolor* tendem a apresentar maior actividade superficial durante a baixa-mar diurna e na zona não iluminada, sendo que a actividade superficial a nível temporal tende a ser mais acentuada do que a nível espacial. Os resultados observados neste estudo, não foram suficientemente consistentes para sustentar que

a actividade superficial dos invertebrados *S. plana* e *H. diversicolor* tenha sido influenciada pela iluminação natural (lua) ou artificial.

Palavras-chave: macro-invertebrados bentónicos; actividade superficial; aves limícolas; área intertidal; iluminação artificial e natural

Abstract

Coastal wetlands including estuarine tidal flats are critical to many species of waders that use them as wintering and *stopover* grounds along migratory routes, where they feed on macrobenthic invertebrates in the intertidal sediment during low-tide period. As wader's prey, invertebrates need to trade-off the need to spend time foraging at the sediment layer and the risk of exposure to predation by birds. Therefore, understanding the invertebrate surface activity rhythms on intertidal sediment flats and the main factors which induce it, has implications for interpretation of bird feeding behavior.

Previous studies have shown that the surface activity of invertebrates is shaped by the tidal cycle, temperature, sediment granulometry and sediment drainage. However, little is known on how its activity varies between day and night and, particularly, in which way natural light (moon) and artificial light (public illumination) influence these patterns.

Humans are historically linked to estuaries and these environments suffer increasing pressure from a large number of anthropogenic activities, while its peripheral areas are extensively urbanized. The levels of artificial light to which estuarine habitats are being exposed during the night period since the past century constitute one of the most significant rising environmental impacts. For some wader species, artificial illumination has been shown to deliver positive effects, as birds were able to increase their intake rates as result of higher prey detection.

However it remains poorly understood if invertebrates also respond to changes in light conditions and whether they can change their behavior in response to variation in predation risk.

In this study we aimed to compare the surface activity of the bivalve *Scrobicularia plana* and the polychaetes *Hediste diversicolor* in different conditions of natural and artificial illumination. We used video recordings to compare several parameters of surface activity during diurnal and nocturnal low-tide in conditions of new and full moon, and in an area contiguous to urban developed land exposed to artificial lighting and another area contiguous to land devoid of any artificial light source, in the Tagus estuary, Portugal.

S. plana and *H. diversicolor* surface activity tend to be higher during diurnal low-tide and at the illuminated area. However, surface activity temporal patterns were more pronounced than spatial patterns. The results of this study were not consistent enough to sustain that *S. plana* and *H. diversicolor* surface activity variation was a response to natural (moon) or artificial lighting.

Keywords: macrobenthic invertebrates; surface activity; waders; estuarine tidal flat; artificial illumination.

Índice

1. Introdução	1
1.1. Estratégias de predação das aves limícolas e disponibilidade de macro-invertebrados bentónicos	2
1.2. Adaptações das aves limícolas e dos macro-invertebrados ao período nocturno.....	4
1.3. Relevância e objectivos do estudo.....	6
2. Metodologia.....	6
2.1. Área de estudo.....	6
2.2. Recolha de dados.....	10
2.2.1. Filmagem de macro-invertebrados.....	10
2.2.2. Recolha e processamento de amostras de sedimento e de macro-invertebrados.....	11
2.2.3. Análise das filmagens.....	12
2.2.4. Análise estatística.....	13
3. Resultados.....	15
3.1. Caracterização geral da análise dos vídeos.....	15
3.2. Abundância de macro-invertebrados no sedimento nas áreas de estudo.....	17
3.3. Caracterização da temperatura em três níveis do perfil do sedimento.....	18
3.4. Actividade superficial dos macro-invertebrados bentónicos.....	20
3.4.1. Proporção de indivíduos activos à superfície do sedimento.....	20
3.4.1.1. <i>Scrobicularia plana</i>	20
3.4.1.2. <i>Hediste diversicolor</i>	23
3.4.2. <i>Tempo de exposição</i>	25
3.4.2.1. <i>Scrobicularia plana</i>	25
3.4.2.2. <i>Hediste diversicolor</i>	27
3.4.3. <i>Varrimentos</i>	29
3.5. Parâmetros biométricos (comprimento) dos invertebrados.....	31
3.5.1. <i>Scrobicularia plana</i>	31
3.5.2. <i>Hediste diversicolor</i>	34
4. Discussão.....	36
5. Referências.....	42
6. Anexos.....	49
6.1. Anexo I: Selecção dos modelos GLM excluindo os dados de Março.....	49
6.2. Anexo II: Modelos GLM com contribuição na selecção dos modelos GLM finais com os dados de Março e Abril agregados, e dos Modelos finais excluindo os dados de Março.....	56

6.3. Anexo II: Figuras das áreas de estudo e algumas imagens de vídeo (filmagens).....	69
--	----

1. Introdução

As aves limícolas compreendem cerca de 222 espécies de 14 famílias dentro da ordem Charadriiformes, que ocupam distintos nichos ecológicos da orla costeira e de águas interiores (Message & Taylor, 2005). As limícolas apresentam uma vasta variedade de adaptações morfológicas direccionadas para o aproveitamento dos recursos alimentares disponíveis em diferentes biótopos, que se manifestam principalmente, pela diversidade de formas e tamanhos das aves, do comprimento relativo do tarso e do bico, e assim como da forma deste último órgão (Message & Taylor, 2005). Muitas das espécies de aves limícolas são migradoras, voando anualmente entre os locais de nidificação, geralmente em latitudes elevadas, e os locais de invernada, maioritariamente em latitudes temperadas ou tropicais (Elphick, 2007). Ao longo das rotas migratórias existem numerosas áreas de *stopover*, i.e., locais de paragem e de “reabastecimento energético”, essenciais para as aves completarem com sucesso as longas jornadas migratórias. (Delany *et al.*, 2009).

As zonas húmidas costeiras, nomeadamente os estuários, são áreas de grande importância para as aves limícolas durante os períodos de invernada e de passagem migratória (Fonseca *et al.*, 2004; Van de Kam *et al.*, 2004; Granadeiro *et al.*, 2007). A área entre-marés estuarina é um ambiente altamente dinâmico, que alberga um elevado nível de biomassa e densidade de macro-invertebrados bentónicos, que são predados pelas aves limícolas, mas também por inúmeras espécies de crustáceos e peixes (Moreira, 1997; Mclusky & Elliot, 2004; Baeta *et al.*, 2006). A composição das comunidades de macro-invertebrados bentónicos – riqueza específica, abundância e biomassa – varia no tempo e no espaço dentro do próprio estuário. Esta variabilidade está relacionada com a influência das variáveis associadas ao ambiente intertidal, como o tipo de sedimento, a altura da coluna de água sob o sedimento ou o tempo de exposição no período de baixa-mar (Bekeuma, 2002; Ysebaert & Herman, 2002; Hughes, 2004; Cardoso *et al.*, 2010). Desta forma estes factores vão também influenciar a disponibilidade de macro-invertebrados bentónicos para as aves limícolas e, consequentemente, determinar a sua distribuição (Quammen, 1982; Yates *et al.*, 1993; Granadeiro *et al.*, 2006; Granadeiro *et al.*, 2007), podendo constituir assim indicadores fiáveis da densidade e distribuição das aves limícolas dentro de um determinado estuário (Yates *et al.*, 1993; Granadeiro *et al.*, 2007). Por outro lado, vários estudos têm demonstrado como as aves, peixes e outros predadores podem ter um forte impacto sobre a estrutura das comunidades de macro-invertebrados bentónicos nas áreas intertidais estuarinas, e como este impacto pode ser também modulado pela composição do sedimento e pelo tempo de imersão dessas áreas, p. ex. através da intensidade e frequência da predação por aves durante a baixa-mar e a predação por peixes durante a preia-mar (Granadeiro *et al.*, 2006; Rosa *et al.*, 2008; Spruzen *et al.*, 2008).

As áreas periféricas dos estuários estão, historicamente, sujeitas a uma grande variedade de actividades antropogénicas. Actualmente a maior parte da população humana habita em grandes áreas metropolitanas no litoral, frequentemente junto de zonas húmidas como os estuários (Alves *et al.*, 2011), tendo-se assistido no último século a uma alteração massiva e perda irreversível de habitats estuarinos (Rothwell, 1992; Catrisse *et al.*, 2002). Nas últimas décadas, numerosos estudos documentaram os impactos da pressão humana nos estuários sobre as populações de aves limícolas, principalmente em resultado da perturbação, competição de recursos como a mariscagem, colheita de isco para a pesca (Rothwell, 1992; Piersma & Koolhaas, 1997; Ens, 2006; Dias & Granadeiro, 2008) e degradação ou perda de habitat através da conversão de área intertidal para terrenos agrícolas, desenvolvimento industrial e ocupação por instalações portuárias (Rothwell, 1992; Davidson *et al.*, 1998; Ross & Adam, 2013). Estas últimas que acarretam a transformação física dos solos, reduzem irreversivelmente a área intertidal disponível para as aves limícolas, enquanto que actividades como a mariscagem têm um impacto mais temporário que pode ser minimizado se devidamente controlado (Rothwell, 1992). Mais recentemente, estudos pontuais, avaliaram o impacto da iluminação artificial em alguns parâmetros do comportamento de aves limícolas (Santos *et al.*, 2010a) e peixes (Becker *et al.*, 2013) em zonas estuarinas. Dois terços das áreas povoadas no mundo, estão expostas durante a noite, a níveis de luminosidade acima do limite considerado como poluição luminosa, o que corresponde à luz reflectida pela Lua durante uma fase lunar de quarto crescente ou quarto minguante (Cinzano *et al.*, 2001). A poluição luminosa pode influenciar os animais ao nível do seu comportamento e consequentemente afectar os ecossistemas estuarinos (Becker *et al.*, 2013). Esses efeitos podem influenciar negativamente os animais de várias formas, por exemplo todos os anos um grande número de aves migratórias sofre desorientação durante o voo, chegando a colidir com edifícios, faróis e candeeiros de iluminação pública (Jones & Francis, 2003); por outro lado os animais podem tornar-se alvos mais fáceis para os seus predadores em zonas iluminadas (Becker *et al.*, 2013). Mas os efeitos podem ser também positivos para algumas espécies, por exemplo, no caso de algumas aves limícolas, durante a noite os indivíduos conseguem aperfeiçoar as suas capacidades visuais devido à iluminação artificial, aumentando a sua eficácia de alimentação (Santos *et al.*, 2010a).

1.1. Estratégias de predação das aves limícolas e disponibilidade de macro-invertebrados bentónicos

As aves limícolas, que se alimentam em áreas intertidais de sedimentos móveis apresentam diferentes estratégias que utilizam na procura e captura de presas (Message & Taylor, 2005).

Algumas espécies utilizam maioritariamente “estratégias visuais”. Por exemplo, as tarambolas e borrelhos (Charadriidae) conseguem o seu alimento à superfície do sedimento correndo rapidamente em direcção às presas detectadas visualmente, e que podem surpreender com o seu bico curto e robusto (Message & Taylor, 2005). Também os olhos de grande dimensão deste grupo de limícolas capacita-as para o uso de pistas visuais na procura de alimento durante o período nocturno (Pienkowski, 1982; Mcneil *et al.*, 1992; Lourenço *et al.*, 2008). Várias outras espécies desenvolveram “estratégias tácteis”. Muitas espécies de pilritos (Scolopacidae), por exemplo, procuram alimento tacteando incessantemente com o bico no interior do sedimento (Message & Taylor, 2005). A variação do comprimento do bico nas diferentes espécies de limícolas determina a profundidade a que conseguem alcançar as presas enterradas no solo (O'Connor, 1981). Várias espécies de aves limícolas, como por exemplo a seixoeira (*Calidris canutus*), conseguem detectar as suas presas no sedimento, através de informação obtida por órgãos sensoriais especializados que possuem no bico, os corpúsculos de Herbst, que funcionam como pequenos mecanorreceptores (Piersma *et al.*, 1998). Apesar da predominância de um tipo de estratégia utilizada na procura de alimento pela maior parte das espécies de limícolas, elas têm a capacidade de alternar sempre que as condições ambientais o exijam (e.g. luz, inundação do terreno e penetrabilidade do sedimento) ou quando determinadas estratégias são mais adequadas para tipos particulares de presas (Robert & Mcneil, 1989; Mcneil *et al.*, 1992; Moreira, 1995; Lourenço *et al.*, 2008; Kuwae *et al.*, 2010; Santos *et al.*, 2010b). As principais presas das aves limícolas que se alimentam em áreas intertidais estuarina são anelídeos (Polychaeta), bivalves (Bivalvia), gastrópodes (Gastropoda) e crustáceos (Crustacea; O'Connor, 1981).

O sucesso de alimentação das aves limícolas depende em grande parte da disponibilidade/capturabilidade das suas presas, o que implica que estas estejam presentes à superfície do sedimento, ou enterradas até uma profundidade máxima que não ultrapasse o comprimento do bico das aves (Evans, 1987; Piersma, 1987; Zwarts & Wanink, 1991; Zwarts & Wanink, 1993; Luczak *et al.*, 2013). No caso dos bivalves, esta regra pode apresentar excepções. Com efeito, algumas espécies de bivalves possuem longos sifões inalantes e exalantes que permitem a entrada e saída de água que transporta oxigénio e alimento (Zwarts & Wanink, 1989). Desta forma, indivíduos enterrados a uma profundidade fora do alcance das aves, podem ter os seus sifões à superfície do sedimento enquanto se alimentam. Nestes momentos estão totalmente vulneráveis à predação pelas aves que conseguem detectar visualmente os sifões e cortá-los com os seus bicos especializados (Zwarts, 1986; Evans, 1987; Zwarts & Wanink, 1991; Zwarts & Wanink, 1993; Rosa *et al.*, 2007).

A disponibilidade de macro-invertebrados bentónicos varia espacial e temporalmente. Os indivíduos tendem a migrar para camadas inferiores do sedimento quanto menor for a altura da coluna de água, comportamento que é acentuado durante o período de marés vivas (Cardoso *et al.*, 2010). A distribuição dos invertebrados no perfil do sedimento, pode também apresentar flutuações sazonais devido à reprodução, a eventos de fixação ao substrato e também devido a interações entre espécies (Flint & Kalke, 1986). Além disso, o nível de profundidade da ocupação do sedimento varia de acordo com as dimensões dos indivíduos, sendo que indivíduos maiores tendem a instalar-se nas camadas mais profundas (Esselink & Zwarts, 1989). Apesar de uma maior profundidade diminuir o risco de predação por aves, peixes e crustáceos, a maioria dos bivalves e poliquetas necessita de dispender períodos mais ou menos longos à superfície do sedimento, para actividades de alimentação, trocas gasosas e excreção. Esta necessidade tem sido considerada como um dos principais factores que condiciona a profundidade média dos invertebrados (Goeij *et al.*, 2001; Cardoso *et al.*, 2010).

A actividade superficial dos macro-invertebrados bentónicos depende de vários factores ambientais, tais como a fase do ciclo de maré, a temperatura, a penetrabilidade e as condições de inundação do sedimento (Piendowsky, 1983; Esselink & Zwarts, 1989; Zwarts & Wanink, 1993; Rosa *et al.* em 2007). Algumas espécies de bivalves, como *Scrobicularia plana*, têm o máximo de actividade nas fases mais precoces da exposição do sedimento, sendo que a actividade diminui rapidamente à medida que o sedimento seca, mas podendo manter-se elevada se existir uma pequena mas permanente camada de água sobre o sedimento (Rosa *et al.*, 2007). Contrariamente, algumas espécies de poliquetas, como *Hediste diversicolor*, tendem a ser mais activos em fases mais tardias da exposição, preferindo mover-se e alimentar-se em sedimentos mais drenados (Rosa *et al.*, 2007). Estes resultados sugerem que a compreensão dos ritmos de actividade dos macro-invertebrados bentónicos à superfície do sedimento e dos factores que a influenciam, tem implicações para a interpretação do comportamento de alimentação das aves limícolas (Rosa *et al.*, 2007).

1.2. Adaptações das aves limícolas e dos macro-invertebrados ao período nocturno

Em estuários com regimes de maré semi-diurna as áreas intertidais estão emersas durante dois períodos de tempo por dia, genericamente um período durante a baixa-mar diurna e outro durante a baixa-mar nocturna. Esta disponibilidade cíclica das áreas de alimentação para as aves limícolas impõe que estas, para além de procurarem alimento durante o dia, também o façam durante a noite para complementar as suas necessidades energéticas diárias (Mcneil *et al.*, 1992; Lourenço *et al.*, 2008). Algumas espécies de aves limícolas tendem a alterar as suas estratégias

de procura de alimento de dia e de noite, adoptando técnicas mais tácteis durante o período nocturno, devido à pouca luz disponível para detectar as presas visualmente (Robert & Mcneil, 1989; Lourenço *et al.*, 2008). Apesar de, em geral, as aves diminuírem a intensidade da sua actividade alimentar durante a noite, que se reflecte através de uma locomoção mais lenta e uma diminuição do consumo do número de presas por unidade de tempo, esse comportamento nem sempre resulta num menor consumo bruto em termos energéticos (Lourenço *et al.*, 2008). Com efeito, as diferenças na actividade das presas no período nocturno e diurno, também condicionam a actividade alimentar das aves (Lourenço *et al.*, 2008; Kuwae, 2007). Embora existam poucos estudos sistemáticos sobre este assunto, tende a aceitar-se que, de uma forma geral, os poliquetas apresentam maior actividade durante a noite (Evans, 1987; Mcneil, *et al.*, 1995; Esser *et al.*, 2008). Contrariamente aos poliquetas, algumas espécies de bivalves tendem a diminuir a actividade superficial dos sífões durante a noite (Santana, 2004), o que se pode dever ao facto desta espécie se alimentar em parte de microalgas na superfície do sedimento (Hughes, 1969), que são mais abundantes durante o dia devido à migração vertical que ocorre durante este período (Colijn & Jonge, 1984; Saburova & Polikarkov, 2003; Jesus *et al.*, 2006). Assim, o consumo relativo de poliquetas pelas aves tende a aumentar durante a noite, e uma vez que estas presas são energeticamente mais valiosas do que outras de grupos taxonómicos diferentes (e.g. bivalves e gastrópodes), algumas espécies de limícolas conseguem obter mais energia durante o período nocturno (Lourenço *et al.*, 2008)

Estudos anteriores apontam para que a maior actividade superficial de alguns macro-invertebrados durante a noite possa ser uma forma de minimizar o risco de predação (Evans, 1987; Robert & Mcneil, 1989; Mcneil *et al.*, 1995; Esser *et al.*, 2008), uma vez que as aves limícolas estão visualmente limitadas neste período. Para além disso da predação, a maior actividade de algumas espécies de macro-invertebrados bentónicos durante a noite pode estar relacionada com os ciclos lunares (Esser *et al.*, 2008). Foi descrito anteriormente que os organismos planctónicos apresentam uma distribuição vertical que é afectada pela lua (Lalli & Parsons, 2001), o que poderá levantar a hipótese de os macro-invertebrados bentónicos poderem ser influenciados por esse factor, já que muitas dessas espécies passam por estágios de desenvolvimento larvar planctónico (Schalacher & Wooldridge, 1995; Snelgrove *et al.*, 1999; Tran *et al.*, 2011). Outra hipótese está relacionada com o facto dos macro-invertebrados estarem expostos a uma maior oscilação da temperatura à superfície do sedimento durante o dia, desta forma migram para camadas inferiores do sedimento, em que as temperaturas são mais constantes, evitando a desidratação, especialmente durante o Verão. Porém no Inverno pode ocorrer o processo inverso, e a actividade dos invertebrados à superfície do sedimento diminui devido às temperaturas mais baixas (Esser *et al.*, 2008).

1.3. Relevância e objectivos do estudo

Apesar das diferentes hipóteses referidas, continuam a faltar dados para descrever variações diárias na actividade superficial de muitas das espécies de macro-invertebrados bentónicos bem como evidências para explicar quais os mecanismos exactos que as condicionam, nomeadamente em relação ao papel predador das aves limícolas .

No contexto da alteração dos habitats estuarinos, o impacto da iluminação artificial sobre as áreas intertidais e sobre os organismos que delas dependem tem sido objecto de interesse junto de investigadores e decisores (Robinson *et al.*, 2009; Ducrotoy, 2010; Hering *et al.*, 2010). Além da importância *per se* de perceber o efeito da iluminação artificial sobre as aves limícolas e as suas presas, esse contexto oferece uma excelente oportunidade para investigar se os invertebrados desenvolvem estratégias comportamentais para evitar a predação em função das condições de iluminação e discutir as implicações dessas estratégias para a alimentação das aves.

Este estudo tem como principais objectivos: (1) caracterizar os padrões de actividade superficial de duas espécies de macro-invertebrados bentónicos, um bivalve (*S. plana*) e um poliqueta (*H. diversicolor*), durante os períodos de baixa-mar num ciclo diário (noite e dia) e (2) determinar se a actividade superficial destas espécies durante o período nocturno de baixa-mar é influenciada pela iluminação natural (lua) e artificial (iluminação pública). Para responder a estas questões foi medida e comparada a actividade superficial das duas espécies no estuário do Tejo, entre uma área sem iluminação artificial e noutra área com iluminação artificial, nos períodos diurno e nocturno e em condições de lua nova e lua cheia.

2. Metodologia

2.1. Área de estudo

Este estudo foi realizado no estuário do Tejo, uma das mais importantes zonas húmidas da Europa para as aves limícolas, servindo não só como local de invernada para mais de cerca de 50.000 aves, mas também como ponto de paragem para muitos migradores de passagem durante o Outono e a Primavera, ao longo do corredor migratório do Atlântico Este (Moreira, 1997; Leitão *et al.*, 1998). Algumas das espécies de aves limícolas com maiores efectivos

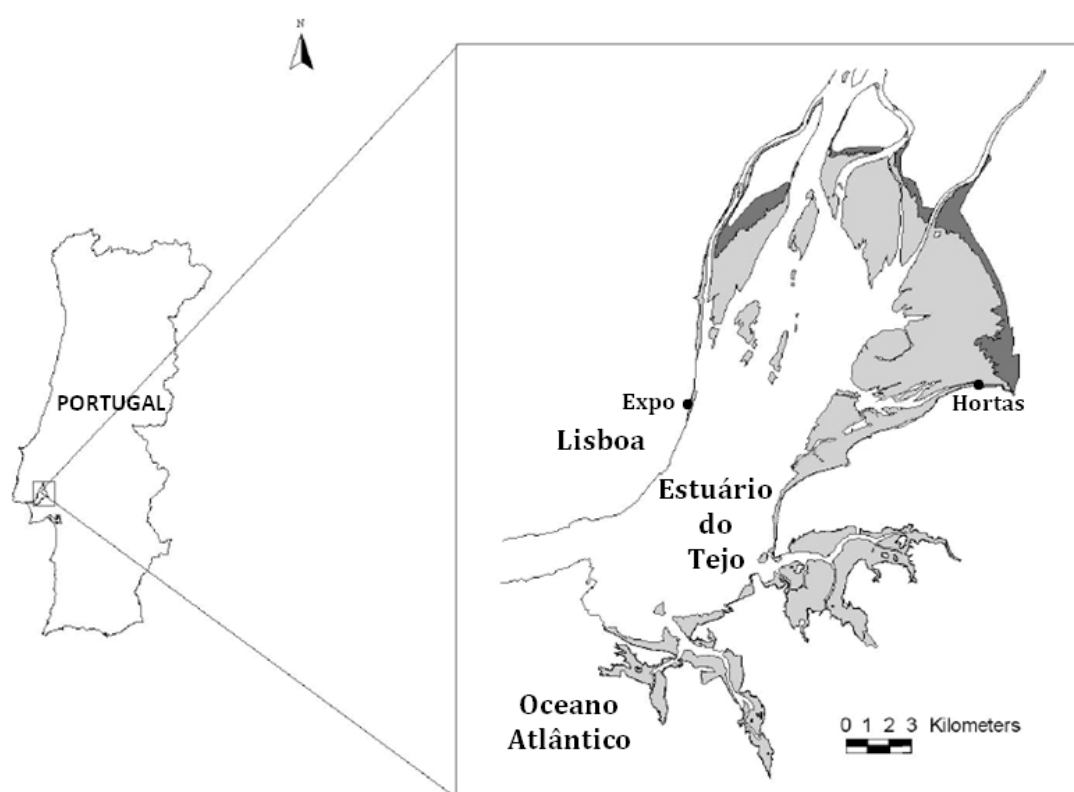
populacionais no estuário do Tejo são o alfaiate (*Recuvirostra avosetta*), o borrelho-grande-de-coleira (*Charadrius hiaticula*), o maçarico-de-bico-direito (*Limosa limosa*), o perna-vermelha (*Tringa totanus*), o pilrito-de-peito-preto (*Calidris alpina*) e a tarambola-cinzenta (*Pluvialis squatarola*; Catry *et al.* 2010). As principais presas de aves limícolas no estuário do Tejo são o poliqueta *H. diversicolor*, o bivalve *S. plana* e o gastrópode *Hydrobia ulvae*. Outras espécies menos importantes são os bivalves do género *Abra*, os crustáceos *Cyathura carinata*, *Crangon crangon* e *Corophyum volutator* e o poliqueta *Capitella capitata* (Moreira, 1994; Moreira, 1996; Moreira, 1999; Lourenço *et al.*, 2005; Lourenço, *et al.*, 2008; Rosa *et al.*, 2008; Catry *et al.*, 2012; Martins *et al.*, 2013).

Apesar de partes significativas do estuário do Tejo estarem abrangidas pela Reserva Natural do Estuário do Tejo (RNET) desde 1976 e pela Zona de Protecção Especial (ZPE) desde 1994, o estuário está circundado pela maior e mais populosa área metropolitana de Portugal, com aproximadamente 2.5 milhões de habitantes (CCDRLVT, 2015). Grande parte desta área está profundamente urbanizada, com zonas residenciais, algumas infraestruturas industriais pesadas e uma vasta rede rodoviária equipada com iluminação pública. Os valores da luminosidade na área intertidal, em vários sectores com iluminação pública durante a noite, variam entre 0.18-0.71 lux, o que corresponde a 1.8 a 7.1 vezes os níveis de luminosidade medidos numa noite clara com lua cheia (ca. 0.1 lux; Santos *et al.*, 2010a).

O trabalho de campo foi realizado em duas áreas do estuário do Tejo, separadas sensivelmente por 14 Kms: uma área na zona da Expo, Lisboa (38° 47' 21.86" N, 09° 05' 23.33" W; doravante designada por Expo) e outra área no Sítio das Hortas, Alcochete (38° 45' 40.09" N, 08° 55' 49.18" W; doravante designada por Hortas; Figura 1). A Expo situa-se na margem norte do estuário do Tejo, na frente ribeirinha de Lisboa densamente urbanizada e equipada com iluminação pública. Neste local quase toda a área intertidal é constituída por sedimento vasoso com alguns vestígios de sapal, estando durante todo o período nocturno exposta à luz proveniente dos candeeiros de rua e da ponte Vasco da Gama. Desta forma a Expo denomina-se por zona iluminada. A zona das Hortas está situada na margem sul do estuário do Tejo, no concelho de Alcochete, inserido na Reserva Natural do Estuário do Tejo. Neste local a área intertidal é constituída fundamentalmente por sedimento vasoso e sapal, ladeado acima da zona supralitoral por terreno de várzea composto por caniçais, valas e pequenas áreas periféricas de pastagem, terrenos agrícolas e pinhal manso. Exceptuando algumas infraestruturas e embarcações ligadas à actividade piscatória local, há uma ausência quase total de elementos que produzam luminosidade durante o período nocturno. De facto, os valores de luminosidade registados neste local, em condição de lua nova, foram nulos. Desta forma a zona das Hortas denomina-se por zona não iluminada.

Os sectores de área intertidal onde se realizaram as experiências (ver “Recolha de dados”), na zona iluminada e na zona não iluminada, estão emersos durante um período aproximado de 5 horas por ciclo de maré. Como o regime de marés é do tipo semi-diurno, equivale a dizer que o período de emersão é de aproximadamente 10 horas diárias. Nas duas zonas o sedimento apresenta a mesma constituição, de natureza predominantemente vasosa, com ausência de conchas, pedras, vegetação e macro-algas à superfície do sedimento. Também em termos das condições de drenabilidade do terreno, as duas zonas apresentam características semelhantes: o terreno tem um declive suave e duas horas antes do pico da baixa-mar este encontra-se maioritariamente livre de água, com excepção de pequenos sulcos que retêm uma fina película de água com menos de 0.5 cm.

Figura 1. Localização geográfica das duas áreas de estudo no estuário do Tejo, Portugal.
Hortas – zona não iluminada; Expo – zona iluminada.



2.2. Recolha de dados

2.2.1. Filmagem de macro-invertebrados

Em cada zona, iluminada (Expo) e não iluminada (Hortas), foram marcadas entre 16 a 20 (consoante o período lunar, ver abaixo) áreas com 0.09 m² (30 cm × 30 cm), dispostas emparelhadamente, com cada par distando entre si 20 metros. Estas áreas foram marcadas com canas, orientadas paralelamente à linha de água, 20 a 30 metros do pico da baixa-mar em maré viva e 40 a 70 metros da interface do terreno vasoso com o sapal na margem. Para registar a actividade superficial dos macro-invertebrados à superfície do sedimento, durante o dia e durante a noite, efectuaram-se filmagens das áreas marcadas com uma câmara de vídeo digital (NV-DS15, Panasonic, Osaka, Japão), com capacidade de visão nocturna, alimentada por uma bateria de 7.2 V acoplada à câmara. Para as filmagens durante a noite, utilizaram-se dois iluminadores de infra-vermelhos (2×27 Leds, 6.75 W), suportados numa estaca de 1 metro de comprimento alimentados por uma bateria de 12 V.

Cada área foi filmada entre 8 a 10 minutos, durante a baixa-mar nocturna e novamente na baixa-mar diurna seguinte. Em cada sessão de filmagens, de dia ou de noite, filmou-se no máximo 10 áreas, sendo filmada uma área de cada vez, o que correspondeu aproximadamente a um máximo de duas horas de desfasamento entre a primeira e a última área filmada durante o dia. Como as filmagens durante a noite envolveram maior logística (iluminadores e fonte de alimentação) esse tempo aumentou para, aproximadamente, um máximo de duas horas e meia.

As filmagens iniciaram-se, sempre que possível, duas horas antes do pico da baixa-mar. Nas filmagens de noite foi necessário conciliar o período de tempo em que as áreas estavam emersas com o final do período crepuscular, momento em que era atingido, em termos de luminosidade, o que se designa por noite fechada, e ainda, quando em condição de lua cheia, com o nascimento completo da lua. Nas filmagens de dia, foi necessário conciliar o período de tempo em que as áreas estariam emersas com o nascimento completo do sol, em que era atingido, em termos de luminosidade, o que se designa por dia claro. Quando os constrangimentos anteriormente assinalados não permitiram iniciar as filmagens de noite duas horas antes do pico da baixa-mar, as filmagens durante o dia, para as mesmas áreas, foram iniciadas também com o mesmo intervalo de tempo. Os intervalos de tempo entre o início das filmagens e o pico da baixa-mar diurna e nocturna na zona iluminada foram idênticos aos da zona não iluminada.

No início e final de cada sessão de filmagem foi efectuada a medição da temperatura e da intensidade luminosa. A temperatura foi medida em três níveis do perfil do sedimento: à

superfície, a 2 cm e a 15 cm de profundidade. A intensidade luminosa foi medida com um luxímetro (337, Center Technology Corp., Taipei, Taiwan) com uma resolução de medida de 0.01 lux. Os níveis de luminosidade medidos foram: 0.00 lux com lua nova e 0.08 lux com lua cheia na zona não iluminada, e entre 0.2-0.56 lux com lua nova e entre 0.31-0.58 lux com lua cheia na zona iluminada.

O período de filmagens decorreu durante a primavera, entre o fim de Março e meados de Maio. Durante este período de tempo decorreram filmagens na zona iluminada e na zona não iluminada, durante duas fases de lua nova (final de Março e final de Abril) e durante uma fase de lua cheia (meados de Maio). As filmagens decorreram numa janela temporal de 6 dias, compreendida entre 3 dias antes e 3 dias depois da lua cheia ou da lua nova. Em cada fase de lua nova foram filmadas 16 áreas na zona iluminada e a 16 áreas na zona não iluminada. Na fase de lua cheia foram filmadas 20 áreas na zona não iluminada e 20 áreas na zona iluminada. Todas as filmagens foram realizadas sob condições climatéricas favoráveis, com ausência de precipitação e vento forte.

No total foram filmadas 104 áreas, 52 áreas na zona iluminada e 52 áreas na zona não iluminada. Das 52 áreas filmadas em cada zona, 20 áreas foram filmadas durante o período de lua cheia e 32 áreas durante o período de lua nova. Para isso foi necessário realizar 12 sessões de filmagens durante a noite e 12 sessões de filmagens durante o dia. Foram obtidas aproximadamente 34 horas de filme, 17 horas de dia e 17 horas de noite.

2.2.2. Recolha e processamento de amostras de sedimento e de macro-invertebrados

Com o objectivo de determinar a densidade de macro-invertebrados nas áreas filmadas procedeu-se, entre um a oito dias após cada período de filmagens, à recolha do sedimento e triagem de metade das áreas filmadas em cada zona e em cada período de filmagens (n=52). Em cada uma destas áreas, recolheu-se todo o sedimento até uma profundidade de 25 cm. Na tentativa de minimizar a fuga de poliquetas durante este processo, enterraram-se perpendicularmente ao perímetro da área 4 placas de 30 cm × 25 cm, de modo a atingirem a profundidade de 25 cm. O volume total de sedimento recolhido, cerca de 0.023 m³, foi triado no local com um crivo de malha de 1 mm. Foram recolhidos todos os exemplares de bivalves e poliquetas. Os poliquetas foram imediatamente conservados em álcool a 96% de forma a impedir a decomposição e a que os indivíduos se entrelaçassem entre si, originando fragmentos, e foram posteriormente transportados para o laboratório.

No laboratório procedeu-se à contabilização do número de bivalves e poliquetas de cada espécie recolhidos por área. Todos os bivalves foram identificados como pertencendo à espécie *S. plana*. Experiências realizadas em laboratório demonstraram que, em indivíduos de *S. plana* com comprimento inferior a 15 mm, os sifões são dificilmente detectados em imagens de vídeo (Rosa *et al*, 2007); por esse motivo foram contabilizados apenas os indivíduos com comprimento superior ou igual a 15 mm. Os exemplares de poliquetas não foram identificados para além da classe (Classe Polychaeta), porque se entendeu que a sua identificação até ao grau do género seria um procedimento muito moroso. No entanto, em diversos estudos efectuados no estuário do Tejo, verificou-se que *H. diversicolor* é a espécie dominante (Moreira, 1994; Moreira, 1996; Calvário, 2001; Santana, 2004; Lourenço *et al.*, 2005; Rosa *et al.*, 2007; Cardoso *et al.*, 2008; Rosa *et al.*, 2008; Cardoso *et al.*, 2010; Alves *et al.*, 2011; Martins *et al.*, 2013; Catry *et al.*, 2015), tendo-se assim assumido que, no presente estudo, a maioria dos espécimes é também da espécie *H. diversicolor*.

2.2.3. Análise das filmagens

Todos os vídeos realizados foram gravados num computador através do *software* Windows Movie Maker (windows.microsoft.com) e posteriormente analisados com o *software* de vídeo VLC (<http://www.videolan.org>).

Uma vez que a instalação do equipamento de filmagem implica uma perturbação das áreas, que se reflecte na redução da actividade dos invertebrados durante a mesma e até um curto período após essa perturbação, foram eliminados os primeiros 3 e 5 minutos dos filmes realizados de dia e de noite, respectivamente. A razão desta diferença deve-se ao facto de existir maior perturbação devido à manutenção do equipamento (bateria e iluminadores) durante as filmagens nocturnas, havendo necessidade de esperar mais tempo para os invertebrados retomarem a sua actividade normal. Assim dos 8-10 minutos de cada filme, só foram analisados 3 minutos. Para todos os vídeos recolhidos, verificou-se se havia qualidade de imagem suficiente para análise e também se as áreas apresentavam as condições necessárias de inundação do sedimento. As áreas excessivamente inundadas ou com escorrimentos de água foram excluídas. Assim, após selecção obtiveram-se 200 vídeos para analisar, o que corresponde a 300 minutos de filmes diurnos (n=100) e 300 minutos de filmes nocturnos (n=100).

Para a análise dos vídeos foi colocada, sobreposta ao ecrã do computador, uma folha de acetado onde foi delimitada a área de filmagem dividida em 4 quadrados iguais. Desta forma, a observação do filme foi concentrada numa secção de cada vez, assinalando-se com um marcador

de acetato um ponto sempre que foi detectado um sífão, um poliqueta ou um invertebrado não identificado.

Para detectar a presença dos sífões e poliquetas recorreu-se aos comandos que definem a velocidade da reprodução do vídeo: acelerando e abrandando sucessivamente a velocidade de reprodução e avançando e revertendo o vídeo é possível observar com maior acuidade os sífões e poliquetas através do seu movimento.

A contagem do número de invertebrados foi realizada em tempo contínuo, ao longo dos três minutos de filme, tendo-se marcado no acetato todas as localizações de indivíduos. Todas as detecções coincidentes no mesmo ponto foram consideradas como sendo o mesmo indivíduo (excepto nos casos em que se observou um indivíduo de espécie diferente à previamente identificada) e todas as detecções que surgiram num ponto espacialmente distinto foram tidas como um indivíduo diferente.

Para cada indivíduo foi contabilizado o tempo de exposição à superfície do sedimento durante o período de 3 minutos. Calculou-se, também, para cada indivíduo a média do comprimento a partir de três medidas de comprimento do corpo dos poliquetas ou do sífão inalante de *S. plana* à superfície do sedimento. As medidas foram realizadas utilizando uma régua no ecrã do computador e posteriormente calibradas para a medida conhecida de um objecto presente no sedimento. Foi efectuada uma estimativa do número de varrimentos dos sífões de *S. plana*, tendo-se efectuado duas contagens em períodos de 15 segundos para cada indivíduo, e posteriormente calculado a média das duas contagens. Entende-se por varrimento um movimento oscilatório unidireccional.

2.2.4. Análise estatística

A actividade superficial dos invertebrados foi caracterizada por três variáveis: o número total de indivíduos activos (expresso em proporção, tendo em conta o número total de indivíduos contabilizados nas amostras de sedimento), o tempo de exposição à superfície do sedimento e, para *S. plana*, o número de varrimentos. Para a análise do efeito da iluminação natural (lua) e artificial (iluminação pública) sobre *S. plana* e *H. diversicolor*, foram usados modelos lineares generalizados (GLM), incluindo as variáveis “zona” (Expo vs. Hortas), “período” (dia vs. noite) e “lua” (nova vs cheia) como factores fixos (variáveis independentes). Foram usados GLM com famílias quasi-binomial (função *logit-link*), Gaussiana (função *identity-link*) e quasi-Poisson (função *log-link*) para as diferentes variáveis de actividade superficial, respectivamente, número de indivíduos activos, tempo de exposição e número de varrimentos. As famílias “quasi-

binomial” e “quasi-Poisson” foram utilizadas após se ter verificado existir sobre-dispersão dos dados, indicando um mau ajustamento do modelo (Crawley, 2005). Os dados relativos ao “tempo de exposição” foram transformados logaritmicamente de forma a reduzir a sua variabilidade e a aumentar o ajuste do modelo (Crawley, 2005). Para cada análise, a selecção do modelo final foi efectuada através do método “stepwise deletion”, partindo do modelo completo (incluindo todas as variáveis e as interacções entre elas) para o modelo mínimo adequado. A simplificação do modelo foi feita com base em testes qui-quadrado, que avaliam a significância no aumento da variância de um modelo que resulta na remoção de um termo (interacção ou variável) do modelo corrente. Se existirem diferenças significativas assume-se que o modelo mais complexo é o que se ajusta melhor à distribuição dos dados. Todos os modelos GLM com contribuição para a selecção dos modelos GLM finais, estão apresentados nas tabelas do Anexo II.

Uma vez que a temperatura pode influenciar a actividade dos invertebrados, foi necessário testar se esta apresentou diferenças significativas ao longo dos diferentes períodos de amostragem (nomeadamente na comparação das fases da lua, cujas amostragens tiveram lugar em Março e Abril para a lua nova e em Maio para a lua cheia). As temperaturas registadas no sedimento, à superfície, a 2cm de profundidade e a 15 cm de profundidade apresentaram uma correlação forte entre si (ver “Resultados”). Desta forma, para a comparação das temperaturas entre os meses de Março (lua nova), Abril (lua nova) e Maio (lua cheia) optou-se por utilizar apenas a temperatura medida à superfície do sedimento, porque está mais directamente associada à actividade superficial dos invertebrados em estudo, e também é mais influenciada pela variação da temperatura atmosférica e a insolação. Uma vez que não foi verificada a normalidade dos dados (teste de Shapiro-Wilk), recorreu-se ao teste não-paramétrico de *Kruskal-Wallis*, com comparações *a posteriori* (testes *posthoc*).

Foram usados igualmente GLMs, com família Gaussiana e função *identity-link*, com o objectivo de avaliar se existem diferentes padrões de actividade diária, e/ou uma resposta diferencial (em termos de actividade superficial) de indivíduos de diferentes dimensões (como *proxy* da idade) a factores como a iluminação artificial.

Todos os dados foram analisados no *software R*, versão 3.1.3 (R CoreTeam, 2015). A significância estatística foi aceite para valores de probabilidade inferiores a 0.05.

3. Resultados

3.1. Caracterização geral da análise dos vídeos

Nas áreas filmadas foram observados sífões de *S. plana*, poliquetas (*H. diversicolor*) e invertebrados que não foi possível classificar em qualquer grupo taxonómico sendo, assim, designados por indivíduos não identificados. No total foram detectados 2954 indivíduos, correspondendo 61.4% (n=1814) a *S. plana*, 33.3% (n=983) a *H. diversicolor* e os restantes cerca de 5.3% (n=157) a indivíduos não identificados.

Na Tabela 1 pode verificar-se que o bivalve *S. plana* foi quase sempre a espécie de invertebrado mais abundante, tanto de dia como de noite, e, à semelhança de *H. diversicolor*, apresentou sempre um número médio de indivíduos durante o dia superior ao que foi observado durante a noite. De Março até Maio verificou-se um aumento do número médio de sífões de *S. plana* e de indivíduos de *H. diversicolor* presentes à superfície do sedimento. Na Expo (zona iluminada), não foram registados poliquetas na lua nova de Março, nem durante a noite na lua nova de Abril. Os indivíduos não identificados nunca ultrapassaram 7% do número total de indivíduos detectados nas áreas, o que demonstra um elevado grau de eficácia na identificação dos indivíduos observados nos filmes. O reduzido número de invertebrados não identificados, (que poderão ser *S. plana* ou *H. diversicolor*) permite um grau de fiabilidade elevado na análise de dados, sem que os indivíduos não identificados enviessem os valores obtidos de qualquer uma das espécies estudadas.

Tabela 1. Número médio (\pm SD) de macro-invertebrados bentónicos com actividade superficial contabilizados na análise das filmagens efectuadas nas duas áreas de estudo (Hortas e Expo) nos períodos de lua cheia e lua nova, durante o dia e durante a noite

			<i>Scrobicularia plana</i>	<i>Hediste diversicolor</i>	Não identificado	Total
Hortas	Lua nova Março	Dia	6.5 \pm 3.5	1.0 \pm 1.7	0.9 \pm 1	8.4 \pm 4.4
		Noite	3.1 \pm 2.0	0.1 \pm 0.3	0	3.2 \pm 1.9
		n	14	14	14	14
	Lua nova Abril	Dia	9.7 \pm 4.8	4.1 \pm 4.2	0.4 \pm 0.9	14.2 \pm 5.6
		Noite	5.4 \pm 3.4	0.3 \pm 0.5	0	5.7 \pm 3.6
		n	16	16	16	16
	Lua cheia Maio	Dia	19.2 \pm 6.0	18.4 \pm 8.7	2.7 \pm 8.7	40.3 \pm 14.2
		Noite	10.1 \pm 3.3	4.2 \pm 2.5	0.4 \pm 0.6	14.6 \pm 4.9
		n	20	20	20	20
Expo	Lua nova Março	Dia	11.4 \pm 5.7	0	0.3 \pm 0.8	11.7 \pm 5.8
		Noite	5.7 \pm 2.8	0	0	5.7 \pm 2.8
		n	14	14	14	14
	Lua nova Abril	Dia	14.2 \pm 5.1	4.4 \pm 3.5	1.9 \pm 1.6	20.5 \pm 5.9
		Noite	1.5 \pm 1.6	0	0	1.5 \pm 1.6
		n	13	13	13	13
	Lua cheia Maio	Dia	16.7 \pm 7.0	18.1 \pm 6.1	2.4 \pm 2.1	37.1 \pm 10.2
		Noite	3.7 \pm 1.9	1.0 \pm 1	0	4.7 \pm 2.6
		n	20	20	20	20

3.2. Abundância de macro-invertebrados no sedimento nas áreas de estudo

Na Tabela 2, apresentam-se os valores médios para as duas espécies estudadas de invertebrados encontrados nas amostras de sedimento. A zona iluminada (Expo) apresentou maior abundância nos dois grupos taxonômicos de invertebrados contabilizados.

Tabela 2. Número médio (\pm SD) de macro-invertebrados bentônicos contabilizados na amostragem de sedimento nas áreas de estudo.

		<i>Scrobicularia plana</i>	<i>Hediste diversicolor</i>	Total	n
Hortas	Lua nova Março	23.0 \pm 5.6	34.7 \pm 25.3	57.7 \pm 22.9	7
	Lua nova Abril	21.5 \pm 2.9	38.75 \pm 8.2	60.3 \pm 7.6	8
	Lua cheia Maio	23.3 \pm 3.3	46.50 \pm 7.0	69.8 \pm 6.1	10
Expo	Lua nova Março	37.9 \pm 4.2	59.71 \pm 9.7	97.6 \pm 10.7	7
	Lua nova Abril	34.4 \pm 3.7	54.43 \pm 6.8	88.9 \pm 6.9	7
	Lua cheia Maio	37.5 \pm 3.9	57.9 \pm 16.3	95.4 \pm 16.2	10

3.3. Caracterização da temperatura em três níveis do perfil do sedimento

Na Tabela 3 estão representadas as temperaturas médias de dia e de noite registadas à superfície do sedimento, à profundidade de 2 cm e à profundidade de 15 cm, nos diferentes períodos de filmagens, em Março e Abril durante a lua nova e em Maio durante a lua cheia, nas duas áreas de estudo. As temperaturas registadas nos três níveis do perfil do sedimento apresentaram uma correlação forte entre si ($R^2 = 0.53-0.96$; Figura 2).

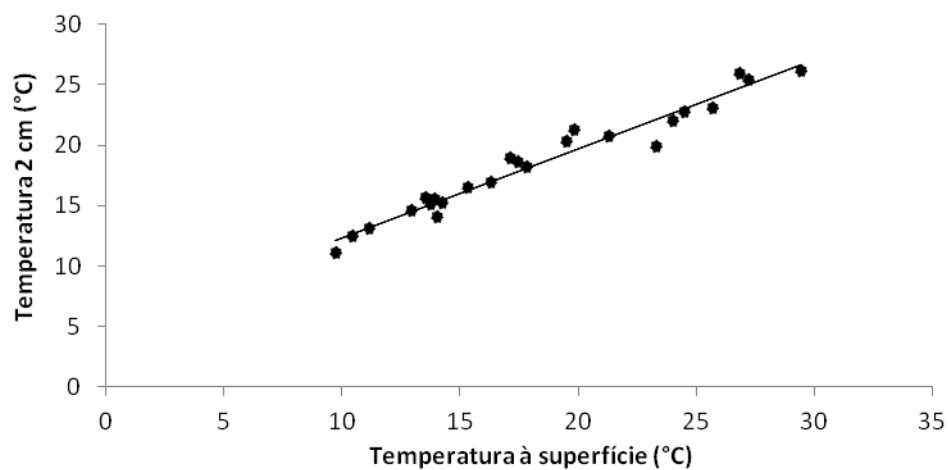
Verificou-se existirem diferenças significativas na temperatura à superfície do sedimento no período nocturno ($\chi^2=163.4$; gl=5; $p<0.001$) entre os três meses de amostragem (testes *posthoc*, $p<0.001$) e no período diurno ($\chi^2=163.4$; gl=5; $p<0.001$) entre Março e Abril, e entre Março e Maio (testes *posthoc*, $p<0.001$).

Tabela 3. Temperatura média ($^{\circ}\text{C}$, \pm SD) à superfície do sedimento, a 2 cm de profundidade e a 15 cm de profundidade nas áreas e períodos das filmagens.

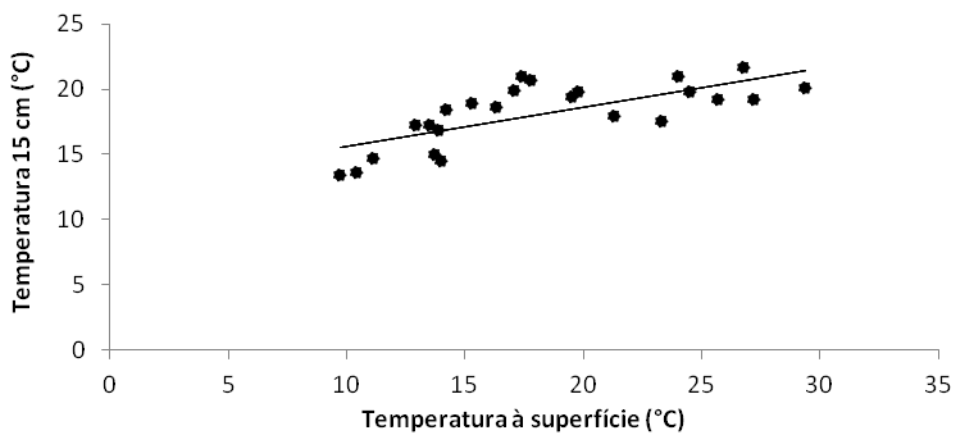
		Hortas			Expo		
		Superfície	2 cm	15 cm	Superfície	2 cm	15 cm
Lua nova Março	Dia	19.8 \pm 0.1	21.0 \pm 0.3	19.7 \pm 0.2	13.8 \pm 0.2	14.6 \pm 0.6	14.8 \pm 0.3
	Noite	11.6 \pm 0.8	13.5 \pm 0.7	15.4 \pm 1.2	10.0 \pm 0.4	11.7 \pm 0.7	13.5 \pm 0.1
Lua nova Abril	Dia	25.1 \pm 0.6	22.9 \pm 0.2	19.5 \pm 0.3	25.1 \pm 2.0	22.4 \pm 2.9	18.3 \pm 0.9
	Noite	16.2 \pm 0.9	17.7 \pm 1.2	19.4 \pm 0.5	13.7 \pm 0.2	15.6 \pm 0.1	16.9 \pm 0.2
Lua nova Total	Dia	22.6 \pm 2.8	22.0 \pm 0.9	19.6 \pm 0.3	19.3 \pm 5.0	18.4 \pm 4.4	16.5 \pm 1.9
	Noite	14.1 \pm 2.5	15.8 \pm 2.3	17.5 \pm 2.2	11.8 \pm 1.9	13.5 \pm 2.0	15.2 \pm 1.8
Lua cheia Maio	Dia	25.4 \pm 1.4	23.9 \pm 2.0	21.3 \pm 0.4	25.4 \pm 4.1	23.0 \pm 2.8	19.0 \pm 1.1
	Noite	17.6 \pm 0.2	18.0 \pm 0.2	20.8 \pm 0.2	15.3 \pm 1.1	16.1 \pm 0.9	18.5 \pm 0.1

Figura 2. Correlação entre as temperaturas (°C) registadas à superfície do sedimento e (A) à profundidade de 2 cm ($R^2=0.96$, $p<0.001$) e (B) à profundidade de 15 cm ($R^2 = 0.53$, $p<0.001$).

A



B



3.4. Actividade superficial dos macro-invertebrados bentónicos

Devido às diferenças encontradas na temperatura nos diferentes períodos de amostragem, optou-se por replicar todas as análises (GLMs) relativas à actividade superficial dos invertebrados, usando numa primeira análise todos os dados disponíveis (juntando Março e Abril para o período de lua nova) e numa segunda análise excluindo os dados da lua nova de Março (i.e., o período com maiores diferenças de temperatura). Esta análise permitiu verificar que os resultados dos modelos foram globalmente semelhantes (Anexo I), o que sugere uma importância negligenciável das diferenças de temperatura na resposta dos invertebrados em comparação com a importância da variável “fase da lua”, pelo menos durante o período diurno. Para o período nocturno não é possível fazer uma análise semelhante, uma vez que as temperaturas diferem entre os dois períodos de lua nova e o período de lua cheia. No entanto, com base nos resultados para o período diurno, assumimos que o mesmo padrão terá lugar de noite e, como tal, e por uma questão de simplificação, optou-se por apresentar na secção dos resultados apenas os modelos com a totalidade dos dados (i.e., agrupando os dados de Março e Abril para o período de lua nova). No Anexo I são apresentados os modelos excluindo os dados de Março.

3.4.1. Proporção de indivíduos activos à superfície do sedimento

3.4.1.1. *Scrobicularia plana*

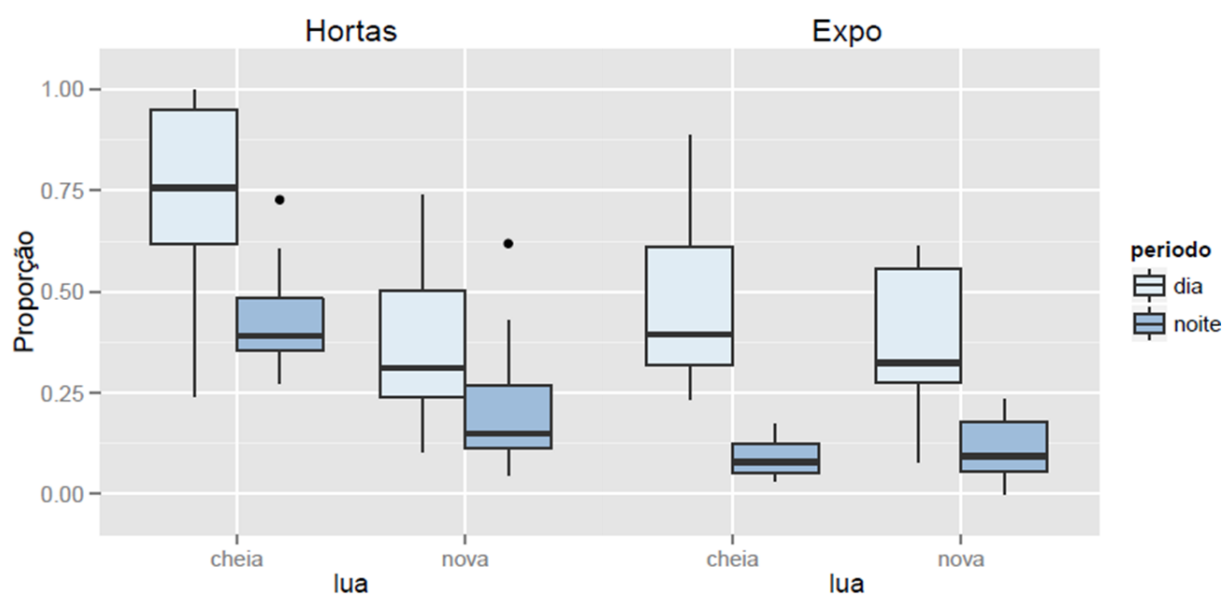
Os resultados sugerem que, de uma forma geral, existe uma maior proporção de indivíduos de *S. plana* activos à superfície do sedimento durante o período de baixa-mar diurno em comparação com o período nocturno (Tabela 4, Figura 3). Embora o modelo seleccionado aponte para uma interacção significativa entre a zona e a lua e a zona e o período, estes efeitos são de magnitude menor do que o efeito do período (Tabela 4). A lua por si só não parece afectar significativamente a actividade de *S. plana*, apesar de se ter observado maior proporção de indivíduos activos na lua cheia na zona das Hortas (Tabela 4, Figura 3). De uma forma geral, houve também uma maior tendência para maior actividade na zona das Hortas, principalmente no período de lua cheia (Tabela 4, Figura 3).

Tabela 4. Selecção dos modelos (GLM) relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (proporção de indivíduos activos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver “Métodos”). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Selecção do Modelo					
Modelo	Variável	Teste		<i>p</i>	
I	zona × lua × período	—		—	
II	zona + lua + período	II × I		0.984	
	zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
III	zona + lua + período	III × II		0.104	
	zona × lua				
	zona × período				
Modelo Final					
Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
III	Intercept	-0.224	0.185	-1.214	0.228
	zona 1	1.161	0.297	3.921	0.001 *
	lua 1	-0.231	0.228	-1.013	0.314
	período 1	-1.835	0.254	-7.226	<0.001 *
	zona 1× lua 1	-1.162	0.342	-3.396	0.001 *
	zona 1 × período 1	0.790	0.360	2.193	0.031 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Figura 3. Comparação da actividade superficial de *S. plana*, medida através da proporção de indivíduos activos, nas duas zonas de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada) em diferentes fases da lua (nova vs. cheia) e períodos de amostragem (dia vs. noite). São apresentados os quartis de 25 e 75% (limites das caixas) e a mediana; os bigodes representam o range, excluindo os *outliers* ($1.5 \times$ distância inter-quartil).



3.4.1.2. *Hediste diversicolor*

Os dados obtidos para *H. diversicolor* revelam um aumento significativo na proporção de poliquetas com actividade superficial entre a noite e o dia, e entre a lua nova e a lua cheia (Tabela 5, Figura 4). A zona, por si só, não influencia a actividade superficial, mas quando em interacção com o período apresenta diferenças significativas. Não se verifica uma tendência para a variação da proporção de poliquetas com actividade superficial entre as Hortas e a Expo durante o dia com a mesma condição de lua. Contudo, verifica-se uma ligeira diferença no período de noite, sendo superior nas Hortas (Tabela 5, Figura 4).

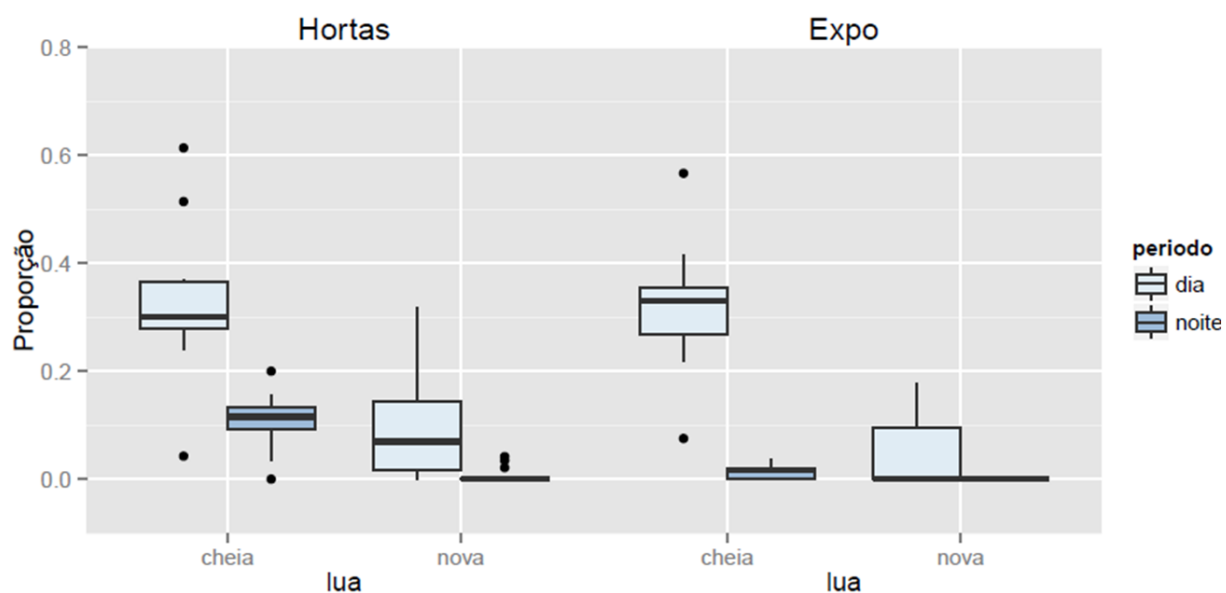
Tabela 5. Selecção dos modelos (GLM) relacionando a actividade superficial do poliqueta *H. diversicolor* (proporção de indivíduos activos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver “Métodos”). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Selecção do Modelo					
Modelo	Variável	Teste		<i>p</i>	
I	zona × lua × período	—		—	
II	zona + lua + período	II × I		0.661	
	zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
III	zona + lua + período	III × II		0.096	
	zona × período				
	lua × período				
IV	zona + lua + período	IV × III		0.065	
	zona × período				

Modelo Final					
Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
IV	Intercept	-0.935	0.141	-6.625	<0.001 *
	zona 1	0.323	0.188	1.710	0.091
	lua 1	-1.792	0.197	-9.113	<0.001 *
	período 1	-3.543	0.605	-5.860	<0.001 *
	zona 1 × período 1	1.826	0.666	2.741	0.007 *

zona: Expo = 0, Hortas: 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Figura 4. Comparação da actividade superficial de *H. diversicolor*, medida através da proporção de indivíduos activos, nas duas zonas de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada) em diferentes fases da lua (nova vs. cheia) e períodos de amostragem (dia vs. noite). São apresentados os quartis de 25 e 75% (limites das caixas) e a mediana; os bigodes representam o range, excluindo os *outliers* ($1.5 \times$ distância inter-quartil).



3.4.2. Tempo de exposição

3.4.2.1. *Scrobicularia plana*

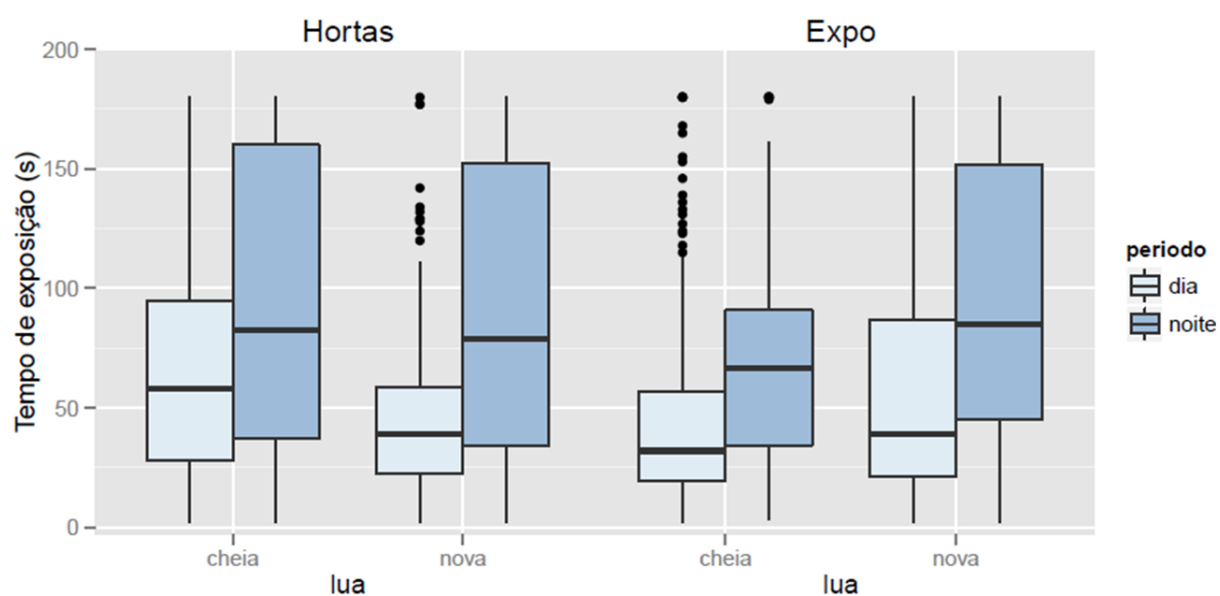
Os indivíduos de *S. plana* permanecem mais tempo expostos à superfície do sedimento durante o período de baixa-mar noturno em comparação com o período diurno (Tabela 6, Figura 5). O modelo selecionado aponta para uma interacção significativa entre a lua e a zona e a lua e o período. Contudo, os efeitos da interacção entre a lua e o período são de magnitude menor do que o efeito do período e o efeito da zona (Tabela 6). Apesar dos resultados apontarem para um maior tempo de exposição de *S. plana* durante a baixa-mar nas Hortas em comparação com a baixa-mar na Expo, apenas se observa essa tendência no período de lua cheia (Tabela 6, Figura 5).

Tabela 6. Selecção dos modelos (GLM) relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (tempo de exposição) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver “Métodos”). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo selecionado.

Selecção do Modelo					
Modelo	Variável	Teste		<i>p</i>	
I	zona × lua × período	—		—	
II	zona + lua + período	II × I		0.298	
	zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
III	zona + lua + período	III × II		0.274	
	zona × lua				
	lua × período				
Modelo Final					
Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
III	Intercept	3.496	0.046	75.560	<0.001 *
	zona 1	0.364	0.059	6.144	<0.001 *
	lua 1	0.184	0.065	2.834	0.005 *
	período 1	0.372	0.065	5.714	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.490	0.087	-5.624	<0.001 *
	lua 1 × período 1	0.196	0.096	2.034	0.042 *

zona: Expo = 0, Hortas: 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Figura 5. Comparação da actividade superficial de *S. plana*, medida através do tempo de exposição dos indivíduos, nas duas zonas de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada) em diferentes fases da lua (nova vs. cheia) e períodos de amostragem (dia vs. noite). São apresentados os quartis de 25 e 75% (limites das caixas) e a mediana; os bigodes representam o range, excluindo os *outliers* ($1.5 \times$ distância inter-quartil).



3.4.2.2. *Hediste diversicolor*

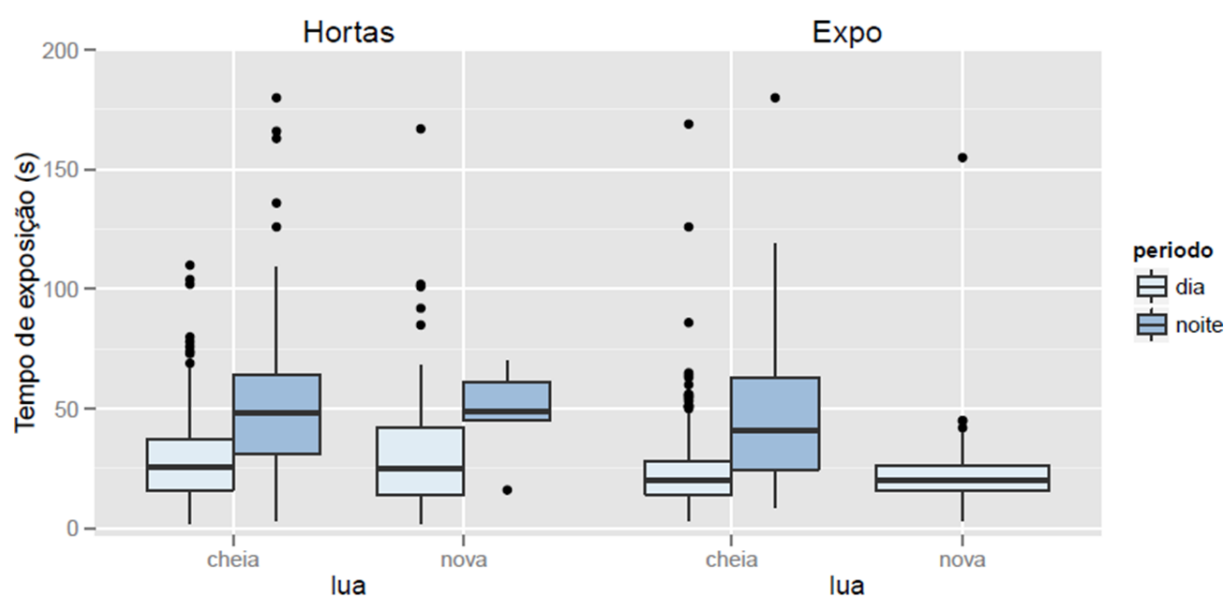
Os indivíduos de *H. diversicolor* permanecem mais tempo expostos à superfície do sedimento durante o período de baixa-mar noturno em comparação com o período diurno. No entanto, na zona da Expo, durante a lua nova, não se verificou essa tendência uma vez que não foi observado, no período noturno, a ocorrência de qualquer indivíduo (Tabela 7, Figura 6). Embora o modelo seleccionado aponte para um maior tempo de exposição dos poliquetas nas Hortas em relação à Expo essa tendência só é observada durante a lua nova (Tabela 7, Figura 6).

Tabela 7. Selecção dos modelos (GLM) relacionando a actividade superficial do poliqueta *H. diversicolor* (tempo de exposição) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interações (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver “Métodos”). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Seleccão do Modelo					
Modelo	Variável	Teste		<i>p</i>	
I	zona + lua + período	—		—	
	Zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
II	zona + lua + período	II × I		0.974	
	zona × lua				
	zona × período				
III	zona + lua + período	III × II		0.803	
	zona × período				
IV	zona + lua + período	IV × III		0.591	
V	zona + período	V × IV		0.962	
Modelo Final					
Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
V	Intercept	2.989	0.031	96.917	<0.001 *
	zona 1	0.164	0.042	3.884	0.001 *
	período 1	0.646	0.068	9.556	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas: 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Figura 6. Comparação da actividade superficial de *H. diversicolor*, medida através do tempo de exposição dos indivíduos, nas duas zonas de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada) em diferentes fases da lua (nova vs. cheia) e períodos de amostragem (dia vs. noite). São apresentados os quartis de 25 e 75 % (limites das caixas) e a mediana; os bigodes representam o range, excluindo os *outliers* ($1.5 \times$ distância inter-quartil).



3.4.3. Varrimentos

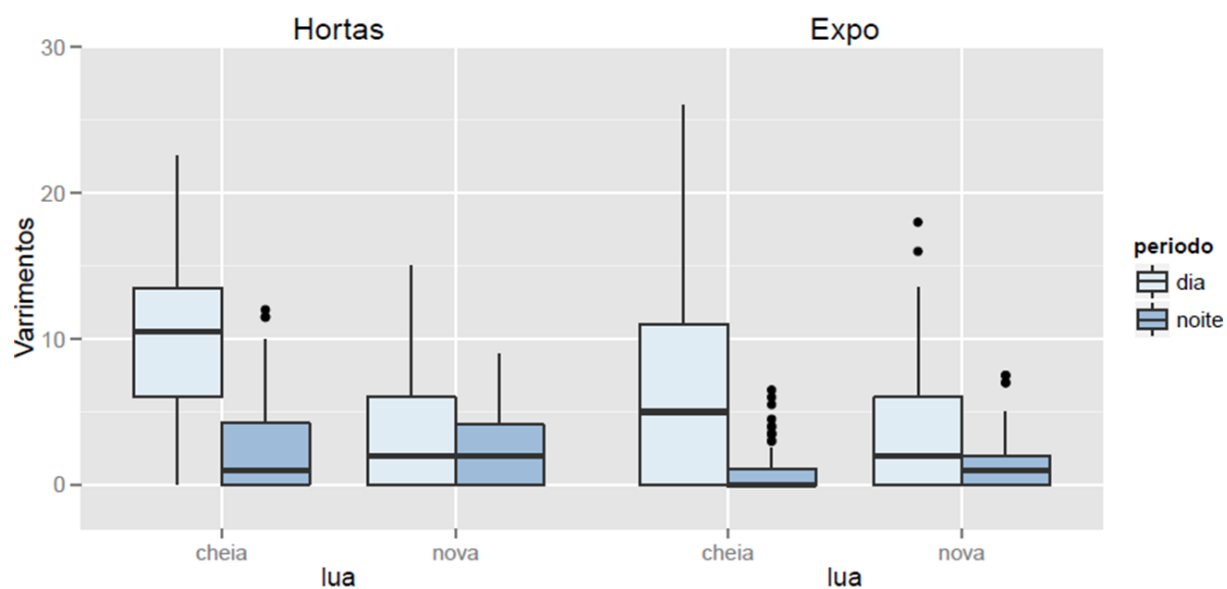
Durante o dia e durante a lua cheia observa-se que os sífões de *S. plana* efectuam mais varrimentos do que no decurso da noite e da lua nova, respectivamente (Tabela 8, Figura 7). Apesar do modelo seleccionado revelar uma interacção significativa entre a zona e a lua e a zona e o período, o efeito isolado da zona é aquele que apresenta maior impacto (Tabela 8). A variação do número de varrimentos é influenciada significativamente pela interacção entre a lua e o período: no período diurno, ocorre uma tendência para o aumento do número de varrimentos da lua nova para a lua cheia, enquanto no período nocturno essa variação é praticamente inexistente (Tabela 8, Figura 7). Em geral, notou-se uma maior tendência para o aumento dos varrimentos na zona das Hortas, principalmente no período de baixa-mar nocturna (Tabela 8, Figura 7).

Tabela 8. Selecção dos modelos (GLM) relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (varrimentos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver “Métodos”). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Selecção do Modelo					
Modelo	Variável	Teste		Valor- <i>p</i>	
I	zona × lua × período	—		—	
II	zona + lua + período	II × I		0.663	
	zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
Modelo Final					
Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	t	<i>p</i>
II	Intercept	1.830	0.048	37.970	<0.001 *
	zona 1	0.454	0.059	7.675	<0.001 *
	lua 1	-0.621	0.080	-7.784	<0.001 *
	período 1	-1.868	0.184	-10.155	<0.001 *
	zona 1× lua 1	-0.416	0.111	-3.748	0.001 *
	zona 1 × período 1	0.472	0.182	2.590	0.001 *
	lua 1 × período 1	1.022	0.155	6.584	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas: 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Figura 7. Comparação da actividade superficial de *S. plana*, medida através do número médio de varrimentos realizados pelos indivíduos, nas duas zonas de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada) em diferentes fases da lua (nova vs. cheia) e períodos de amostragem (dia vs. noite). São apresentados os quartis de 25 e 75 % (limites das caixas) e a mediana; os bigodes representam o range, excluindo os *outliers* ($1.5 \times$ distância inter-quartil).



3.5. Parâmetros biométricos (comprimento) dos invertebrados

3.5.1. *Scrobicularia plana*

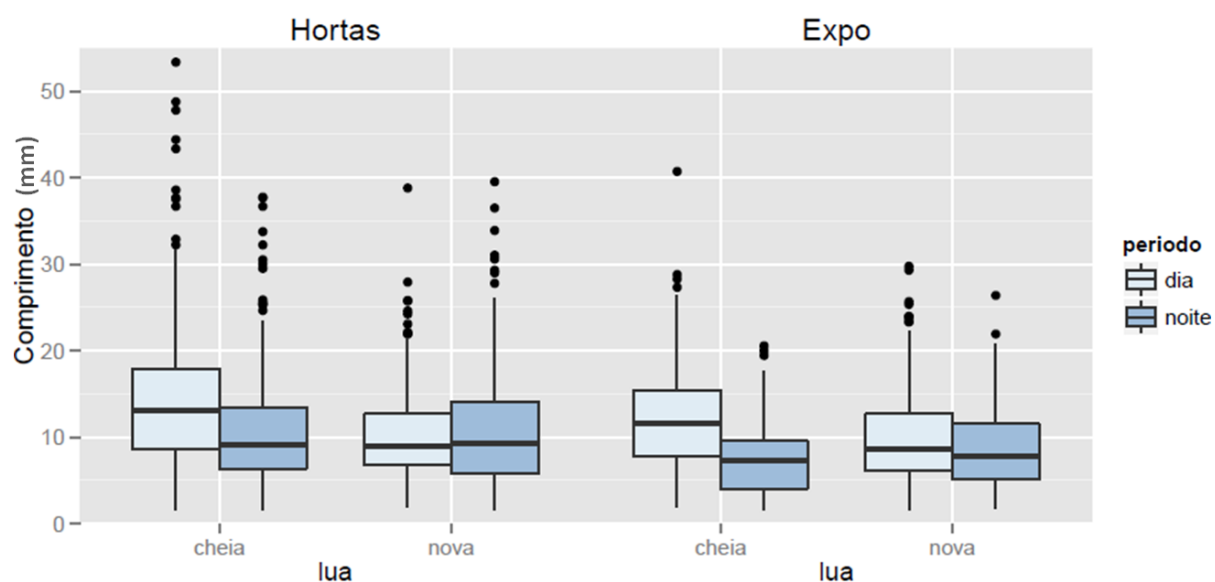
O comprimento dos sífões de *S. plana* à superfície do sedimento é, de forma geral, maior durante o período de baixa-mar diurno do que durante o período noturno. No entanto, essa tendência só é perceptível na baixa-mar em condição de lua cheia (Tabela 9, Figura 8). O modelo selecionado aponta para uma interação significativa entre a zona e a lua e a zona e o período, mas esses efeitos são de menor importância do que o efeito isolado da zona e da lua (Tabela 8). A interação entre a lua e o período afecta significativamente a variação do comprimento dos sífões – verifica-se, durante o período diurno, uma tendência para o aumento do comprimento da lua nova para a lua cheia, enquanto que durante o período da noite essa variação é nula (Tabela 9, Figura 8). Globalmente, houve uma maior tendência para os sífões apresentarem comprimento superior na zona das Hortas, principalmente no período de baixa-mar noturna (Tabela 9, Figura 8).

Tabela 9. Selecção dos modelos (GLM) relacionando o parâmetro biométrico do bivalve *S. plana* (comprimento do sifão) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver “Métodos”). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo selecionado.

Selecção do Modelo					
Modelo	Interacção	Teste		<i>p</i>	
I	zona × lua × período	—		—	
II	zona + lua + período	II × I		0.576	
	zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
III	zona + lua + período	III × II		0.056	
	zona × lua				
	lua × período				
Modelo Final					
Modelo	Interacção	Estimativa	Erro Padrão	t	<i>p</i>
III	Intercept	11.657	0.322	36.180	<0.001 *
	zona 1	2.554	0.412	6.193	<0.001 *
	lua 1	-2.145	0.453	-4.736	<0.001 *
	período 1	-3.545	0.453	-7.826	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-1.609	0.607	-2.652	0.008 *
	lua 1 × período 1	3.714	0.671	5.539	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas: 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Figura 8. Comparação do comprimento médio dos sífões de *S. plana*, à superfície do sedimento, nas duas zonas de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada) em diferentes fases da lua (nova vs. cheia) e períodos de amostragem (dia vs. noite). São apresentados os quartis de 25 e 75 % (limites das caixas) e a mediana; os bigodes representam o range, excluindo os *outliers* ($1.5 \times$ distância inter-quartil).



3.5.2. *Hediste diversicolor*

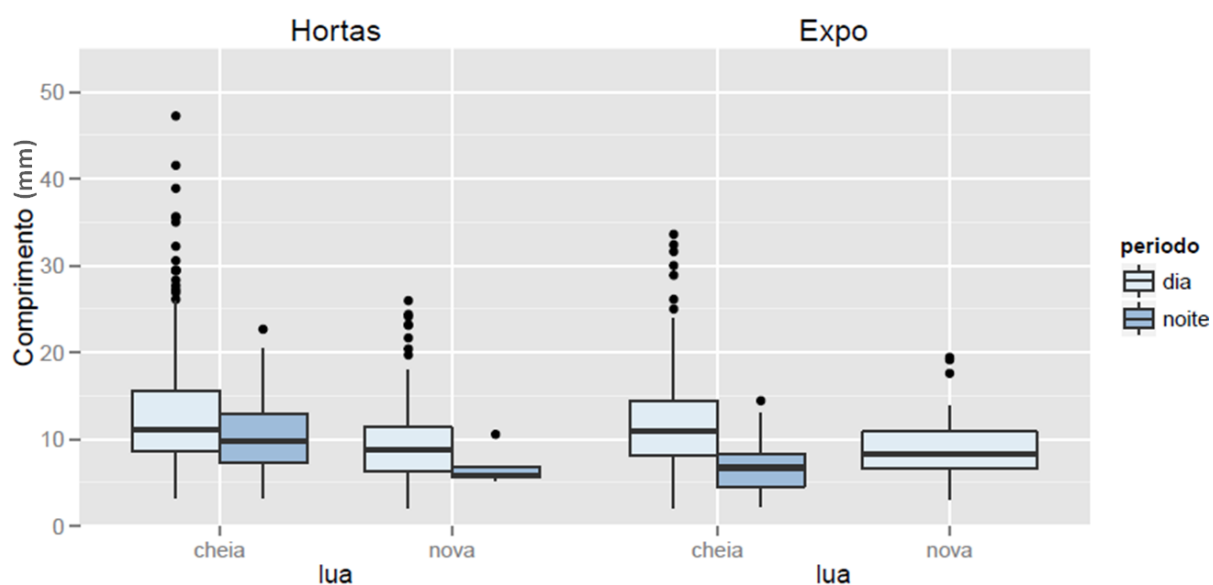
Observou-se que o comprimento dos indivíduos de *H. diversicolor* à superfície do sedimento é maior durante o período de baixa-mar diurno em comparação com o período noturno (esta tendência não se verificou na zona da Expo, na condição de lua nova, porque a ocorrência de *H. diversicolor*, no período noturno, foi nula). Geralmente, o comprimento foi maior durante a lua cheia em comparação com a lua nova (Tabela 10, Figura 9). O modelo seleccionado indica um aumento significativo do comprimento dos poliquetas da Expo para as Hortas, mas essa tendência só é observada durante a lua nova (Tabela 10, Figura 9).

Tabela 10. Selecção dos modelos (GLM) relacionando o parâmetro biométrico do poliqueta *H. diversicolor* (comprimento) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver “Métodos”). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Selecção do Modelo					
Modelo	Interacção	Teste		<i>p</i>	
I	zona × lua × período	—		—	
	zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
II	zona + lua + período	II × I		0.652	
	zona × período				
	lua × período				
III	zona + lua + período	III × II		0.700	
	zona × período				
IV	zona + lua + período	IV × III		0.090	
Modelo Final					
Modelo	Interacção	Estimativa	Erro Padrão	t	<i>p</i>
IV	Intercept	11.563	0.269	42.927	<0.001 *
	zona 1	1.185	0.356	3.330	0.001 *
	lua 1	-2.606	0.483	-5.392	<0.001 *
	período 1	-2.827	0.572	-4.946	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas: 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Figura 9. Comparação do comprimento médio dos indivíduos de *H. diversicolor*, à superfície do sedimento, nas duas zonas de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada) em diferentes fases da lua (nova vs. cheia) e períodos de amostragem (dia vs. noite). São apresentados os quartis de 25 e 75 % (limites das caixas) e a mediana; os bigodes representam o range, excluindo os *outliers* ($1.5 \times$ distância inter-quartil).



4. Discussão

Dificuldades logísticas na implementação da metodologia de amostragem do presente estudo determinaram alguma dispersão e assimetria temporal na recolha de dados. Com efeito, não foi possível realizar as amostragens relativas à fase de lua cheia e lua nova num período com baixa variação ao nível da temperatura do ar (preferencialmente no Inverno), tendo-se obtido um conjunto de amostras relativo à lua cheia concentrado num único período (mais tardio, Maio), e outro conjunto de amostras dividido em dois períodos distintos (Março e Abril). Esta limitação poderia potencialmente afectar os resultados e conclusões do estudo, uma vez que a actividade superficial dos invertebrados pode ser influenciada pela temperatura. Investigações anteriores demonstraram que a variação sazonal da temperatura afecta a profundidade de enterramento do poliqueta *H. diversicolor* e, consequentemente condiciona a frequência com que os poliquetas emergem à superfície (Esselink & Zwarts, 1989). No estudo destes autores, realizado numa zona de latitudes mais elevadas e, por isso, com temperaturas mais baixas, observou-se que *H. diversicolor* aumenta a profundidade a que está enterrado a uma média de 0.6 cm por cada descida de 1°C, pelo menos até aos 15°C (Esselink & Zwarts, 1989). No presente trabalho, para discriminar o efeito da temperatura do efeito da lua sobre a actividade superficial dos macro-invertebrados, foram comparados os resultados de duas análises, uma incluindo os dois períodos de amostragem de lua nova (Março e Abril) e outra incluindo apenas o período de amostragem de lua nova mais tardio (Abril), em que as temperaturas são mais elevadas e estatisticamente semelhantes (durante o dia) àquelas registadas no período de lua cheia (Maio). Verificou-se que a variável “lua” apresentou sempre resultados/impactos semelhantes para os modelos comparados. Assim, por exemplo, quando a lua afectou significativamente a actividade superficial dos invertebrados no modelo incluindo apenas a lua nova de Abril, o modelo homólogo, incluindo os dados agregados da lua nova de Março e Abril, também apresentou uma variação significativa da actividade superficial entre a lua nova e a lua cheia. O mesmo se observou na situação inversa, isto é, quando a variável “lua” não afectou significativamente a actividade superficial de um dos modelos também não afectou no outro.

Desta forma, parece ser seguro interpretar o efeito da lua na actividade superficial da *S. plana* e de *H. diversicolor*, apesar de algumas diferenças na temperatura entre períodos de amostragem.

Este estudo demonstra que a actividade superficial de *S. plana* e *H. diversicolor* é maior durante o período diurno em relação ao período nocturno, no que respeita ao número de indivíduos activos e, para *S. plana*, também em relação ao número de varrimentos dos sifões. No entanto, para ambas as espécies, o tempo de exposição, ou seja, o período de actividade à superfície para cada indivíduo observado, foi globalmente maior no período nocturno.

Os resultados obtidos da actividade superficial de *S. plana* estão maioritariamente dentro do que é esperado, uma vez que investigações anteriores registaram maior actividade dos sifões de *S. plana* durante o dia (Santana, 2004). Essa maior actividade poderá estar relacionada com uma maior disponibilidade de alimento, neste caso de microalgas à superfície, devido à migração vertical diurna destas durante a baixa-mar (Colijn & Jonge, 1984; Saburova & Polikarkov, 2003; Jesus, 2006). Os ganhos energéticos que *S. plana* obtém através de uma alimentação mais activa durante a baixa-mar diurna podem, assim, suplantar o maior risco de predação a que fica sujeita neste período. Contudo, é interessante verificar que durante a baixa-mar nocturna estes bivalves aumentam o tempo de actividade à superfície, ao contrário do que foi registado por Santana (2004) que não encontrou diferenças nos dois períodos, ainda que esse trabalho tenha sido realizado durante o Inverno, período em que *S. plana* tende a diminuir a sua actividade (Zwarts & Wanink, 1989). Os resultados do presente estudo sugerem que os indivíduos que se alimentam à noite, que estão menos expostos à predação, tendem, potencialmente, a compensar a menor disponibilidade nutritiva com um tempo de alimentação mais prolongado. Por exemplo, o poliqueta *Nereis virens*, quando sujeito a condições de escassez de recursos alimentares, permanece mais tempo à superfície do sedimento para suprir as suas necessidades energéticas (Deschênes *et al.*, 2005).

Ainda que se verifique sempre, nas duas condições de lua, um maior número de varrimentos dos sifões de *S. plana* e o respectivo comprimento médio à superfície do sedimento, na zona não iluminada em relação à zona iluminada, esse aumento é sempre mais acentuado na lua cheia, e na lua nova só é perceptível durante a baixa-mar nocturna. Também na lua nova, o comprimento dos sifões não apresentou diferenças entre a baixa-mar diurna e nocturna, à semelhança dos resultados obtidos por Santana (2004). Considerando o número médio de varrimentos e o comprimento do sifão de cada indivíduo é pertinente descrever um padrão que ilustra o aumento destas duas variáveis no período diurno da lua nova para a lua cheia, enquanto de noite a variação é inexistente. Os varrimentos representam a actividade alimentar dos bivalves (Mclusky, 1989; Rosa *et al.*, 2007) que estão mais associados a uma determinada estratégia de alimentação. *S. plana* é um bivalve filtrador facultativo, alimentando-se de partículas orgânicas, bactérias e microalgas em suspensão na coluna de água, ou depositadas

sobre a superfície do sedimento (Hughes, 1969; Zwarts & Wanink, 1989; Orvain, 2005). Esta última estratégia predomina durante a baixa-mar, o sifão estende-se activamente para fora do orifício da cavidade, cujo comportamento desenvolve marcas em forma de estrela em redor da sua entrada (Lopez & Levinton, 1987; Orvain, 2005). Assim, a ausência da variação de varrimentos de *S. plana* durante o período nocturno, que se observou entre a lua nova e a lua cheia, pode dever-se a condições equivalentes de disponibilidade de recursos alimentares. O comprimento seguiu a mesma tendência, o que pode ser devido à relação que tem com a forma como *S. plana* utiliza o sifão. Provavelmente a variação do comprimento é uma característica morfológica que foi indirectamente modulada pelo comportamento de *S. plana*, neste caso, os varrimentos.

No que respeita à resposta de *S. plana* à iluminação natural e à artificial, os resultados não parecem revelar um padrão muito claro. Há, no entanto, uma tendência para a diminuição da actividade, manifestada pelo número de indivíduos activos, do dia para a noite, que é mais acentuada no período de lua cheia, na zona não iluminada. Desta forma a redução da actividade nocturna parece sugerir um efeito da iluminação natural (lua) na actividade de *S. plana*. A ausência deste padrão (efeito da lua) na zona sujeita a iluminação artificial pode dever-se ao facto das condições de luz produzidas pela lua serem negligenciáveis num ambiente já por si sob condições de luz muito mais fortes, tornando a diferença entre as duas fases de lua muito menos evidente. Embora se observe um padrão que possa indicar influência da luz natural na diminuição da actividade superficial de *S. plana* durante a noite, não se conhece adaptação fisiológica que municie, esta espécie de bivalve, de mecanismos que lhe permitam modular o seu comportamento de acordo com estímulos luminosos.

Contrariamente aos bivalves, e segundo a maior parte das investigações realizadas, os poliquetas têm tendência a apresentar maior actividade superficial durante o período nocturno, provavelmente como resposta ao risco de predação (Evans, 1987; Mcneil *et al.*, 1995; Santana, 2004; Esser *et al.*, 2008). Neste estudo verificou-se, no entanto, maior actividade superficial (em termos de número de indivíduos activos) dos poliquetas durante o dia, ou seja, o oposto do que era expectável, muito embora alguns autores tenham também registado este padrão (Lambert *et al.*, 1992). No entanto, à semelhança do que foi registado para *S. plana*, também para os poliquetas o tempo de actividade à superfície parece ser maior durante o período nocturno, o que pode indicar uma tendência para maior tolerância ao risco de predação durante a noite. A maior proporção de poliquetas com actividade superficial durante o dia é um resultado inesperado face aos estudos sobre comportamento alimentar e dieta de aves limícolas. Com efeito, sabe-se que no estuário do Tejo várias espécies de limícolas tendem a aumentar o consumo de poliquetas durante a noite (Lourenço *et al.*, 2008). No entanto, este parece ser um

aumento relativo, potenciado por um declínio no consumo de outras presas habitualmente capturadas por técnicas estritamente visuais, como é o caso do gastrópode *H. ulvae* (Lourenço *et al.*, 2008). Simultaneamente, o maior tempo de exposição no período nocturno, observado neste estudo, sugere que os indivíduos que se alimentam de noite, apesar de serem em menor número, podem tornar-se mais conspícuos para as aves e, assim, mais facilmente capturáveis.

O facto de estudos anteriores apontarem para uma maior actividade nocturna dos poliquetas sugeria que estes seriam potencialmente bons indicadores para determinar se existe influência da iluminação artificial e natural na actividade superficial de invertebrados durante a noite. Apesar dos resultados obtidos neste estudo evidenciarem uma actividade preferencial durante o dia, é ainda possível discutir se efectivamente a iluminação pode ter influência na actividade superficial dos poliquetas, de modo a produzir um padrão comportamental anti-predatório mais sistemático durante a noite em áreas expostas a maior intensidade luminosa. Com efeito, algumas investigações sustentam a hipótese de que várias aves aquáticas aumentam o seu sucesso de alimentação em noites de lua cheia (Robert & Mcneil, 1989) e algumas limícolas tendem a alimentar-se em áreas com iluminação artificial durante a noite em detrimento das áreas mais escuras (Santos *et al.*, 2010a).

Neste estudo, no período de lua cheia verificaram-se diferenças significativas entre a proporção de poliquetas com actividade superficial entre a zona não iluminada (Hortas) e a zona iluminada (Expo) durante a noite, sendo essa proporção maior na primeira. Apesar das Hortas estarem expostas à iluminação natural proveniente da lua cheia (0.08 lux), esta é muito inferior àquela que existe na Expo (0.31-0.58). Por outro lado, durante o mesmo período, não foram registadas diferenças significativas na proporção de indivíduos activos de *H. diversicolor* durante o dia entre as Hortas e a Expo. Desta forma, os dados mostram uma redução mais acentuada da actividade superficial dos poliquetas do dia para a noite na zona da Expo, sugerindo que o factor “iluminação artificial” pode efectivamente desempenhar um papel na actividade superficial destes invertebrados. Embora de forma menos acentuada, durante a lua nova também se verificou o mesmo padrão observado para a lua cheia. Em contraponto, nas duas zonas verifica-se que a redução da proporção de poliquetas com actividade superficial entre o dia e a noite na lua cheia é significativamente maior que na lua nova. Na zona não iluminada esta diferença poderia ser explicada pelo efeito negativo da luz natural (lua) sobre a actividade dos poliquetas. No entanto se essa redução fosse efectivamente derivada do efeito da luz natural seria de esperar que na zona iluminada – onde supostamente a intensidade luminosa tem magnitude suficiente para “mascarar” o efeito da luz natural (lua) – não houvesse diferença entre a lua nova e a lua cheia na variação da actividade entre o dia e a noite. Desta forma a ausência desta diferença refuta uma possível influência da luz natural (lua) sobre os poliquetas. No que respeita

ao tempo de exposição à superfície as variáveis “iluminação natural” e “iluminação artificial” parecem ter pouca relevância.

A menor actividade superficial dos poliquetas verificada neste estudo durante a noite na zona iluminada, em relação à zona não iluminada, realça a presumível necessidade que os invertebrados têm em aperfeiçoar mecanismos de defesa contra o maior risco de predação, a que estão sujeitos em áreas expostas à iluminação artificial, derivado da preferência que as limícolas têm por estas áreas. Mas, embora a procura de alimento nas áreas intertidais durante a baixa-mar nocturna seja de grande importância para a generalidade das espécies de aves limícolas adquirirem ganhos energéticos suplementares, estas utilizam mais intensamente as áreas intertidais durante a baixa-mar diurna (Lourenço *et al.*, 2008). Assim, se o risco de exposição a predadores, a que os poliquetas estão sujeitos durante o período de baixa-mar diurna, é superior ao risco de predação durante o período de baixa-mar nocturna, podem no entanto, os ganhos energéticos obtidos pelos poliquetas durante o dia ter relevância suficiente para superar o elevado risco de predação a que estão sujeitos neste período, de tal forma que a actividade superficial seja superior de dia ?

Várias espécies de poliquetas nomeadamente *H. diversicolor*, a espécie mais abundante no estuário do Tejo e mais extensivamente consumida por aves limícolas, (Alves *et al.*, 2001; Lourenço *et al.*, 2008; Rosa *et al.*, 2008; Martins *et al.*, 2013) têm duas estratégias de alimentação. Podem ser filtradores, alimentando-se de partículas orgânicas e sobretudo de microalgas em suspensão (Nielson *et al.*, 1995; Riisgård, 1991). Esta estratégia, favorecida pela presença de uma película de água e por substratos arenosos, propicia a dissimulação dos poliquetas à superfície do sedimento, porque ficam com pouca necessidade de emergir à superfície e, quando o fazem, normalmente para trocas gasosas, afastam-se pouco dos orifícios das cavidades no sedimento (Esselink & Zwarts, 1989; Riisgard, 1991; Nielson *et al.*, 1995). Assim, esta é uma estratégia de maior valor quando é necessário evitar a predação. Os poliquetas também podem ser detritívoros, alimentando-se de matéria orgânica e de microalgas depositadas à superfície do sedimento. Esta estratégia é favorecida em terreno pobre em água e com substrato vasoso mas, e ao contrário da estratégia filtradora, os poliquetas afastam-se mais dos orifícios para se alimentarem (Esselink & Zwarts, 1989; Nielsen *et al.*, 1995; Papaspyrou *et al.*, 2010). Por outro lado quando o sedimento é de natureza vasosa é pouco profícuo ou mesmo impossível para o poliqueta *H. diversicolor* recorrer à estratégia filtradora (Esselink & Zwarts, 1989). Assim, no presente estudo, as áreas filmadas apresentaram as condições favoráveis (sedimento vasoso e inundação da superfície insignificante) para *H. diversicolor* alimentar-se utilizando a estratégia detritívora. Desta forma, durante o dia, existem condições propícias à produção primária – mencionado anteriormente para *S. plana* – que possivelmente induziram uma intensa actividade superficial, superior àquela que foi verificada

durante a noite, independentemente do aumento do risco de predação. Para além do maior número de indivíduos activos à superfície na baixa-mar diurna em relação à nocturna, também se verificou a mesma tendência para o comprimento dos indivíduos, o que tornou os poliquetas mais conspícuos para os predadores.

Globalmente, a actividade superficial do bivalve *S. plana* e do poliqueta *H. diversicolor* apresenta um padrão a nível temporal, com maior actividade na baixa-mar diurna, que é mais pronunciado que o padrão verificado a nível espacial, em que existe maior actividade superficial na zona não iluminada. Possivelmente, a variação na disponibilidade de alimento, pode ter sido o principal factor a determinar a estratégia alimentar utilizada pelo *S. plana* e o poliqueta *H. diversicolor* e, consequentemente, o factor determinante na actividade superficial dos invertebrados (Esselink & Zwarts, 1989; Zwarts, L., Esselink, P. 1989; Zwarts & Wanink, 1989).

Os resultados deste estudo não foram suficientemente consistentes para sustentar que a variação observada da actividade superficial dos invertebrados *S. plana* e *H. diversicolor* observada, se deva a uma resposta ao efeito da iluminação natural (lua) ou artificial.

5. Referências

- Alves, J.A., Sutherland, W.J., Gill, J.A., 2011. Will improving wastewater treatment impact shorebirds? Effects of sewage discharges on estuarine invertebrates and birds. *Animal Conservation*. DOI: 10.1111/j.1469-1795.2011.00485.x
- Baeta, A., Cabral, H.N., Marques, J.C., Pardal, M.A. 2006. Feeding ecology of the green crab, *Carcinus maenas* (L., 1758) in a temperate Estuary, Portugal. *Crustaceana*. 79: 1181-1193.
- Becker, A., Whitfield, A. K., Cowley, P. D., Järnegren, J., Næsje, T. F. 2013. Potential effects of artificial light associated with anthropogenic infrastructure on the abundance and foraging behavior of estuary-associated fishes. *Journal of Applied Ecology*. 50:43-50.
- Beukema, J. J. 2002. Expected change in the benthic fauna of Wadden sea tidal flats as a result of sea-level rise or bottom subsidence. *Journal of Sea Research*. 47: 25-39.
- Calvário, J. 2001. Characterization of the Tagus Estuary Macrobenthic Communities. *Boletim Municipal do Funchal*. 6: 313-330.
- Catrisse, I., Codling, I., Conides, A., Duhamel, S., Gibson, R. N., Hostens, K., Mathieson, S., Mclusky, D. S. 2002. Estuarine Development/Habitat Restoration and Re-creation and their Role in Estuarine Management for the Benefit of Aquatic Resources. *In* M. Elliot, *Fishes in Estuaries* (pp. 226-310). Oxford: Blackwell Science.
- Catry, P., Costa, H., Elias, G., Matias, R. 2010. *Aves de Portugal Ornitologia do território continental*. Assírio & Alvim, Lisboa.
- Catry, T., Martins, R. C., Granadeiro, J. P. 2012. Discriminating geographic origins of migratory waders at stopover sites: insights from stable isotope analysis of toenails. *Journal of Avian Biology*. 43: 79-84.
- Catry, T., Lourenço, P. M., Lopes, R. J., Carneiro, C., Alves, A., Costa, Rgibildrissi, H., Bearhop, S., Piersma, T., Granadeiro, J. P. 2015. Structure and functioning of intertidal food webs along an avian flyway: a comparative approach using stable isotopes. *Functional Ecology*. DOI: 10.1111/1365-2435.12506
- Cardoso, I., Granadeiro, J. P., Cabral, H. 2008. Benthic prey and quality in the main mudflat feeding areas of the Tagus estuary: implications for bird and fish populations. *Ciencias Marinas*. 34 (3): 283-296.

- Cardoso, I., Granadeiro, J.P., Cabral, H. 2010. Benthic macroinvertebrates' vertical distribution in Tagus estuary (Portugal): The influence of tidal cycle. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 86: 580-586.
- CCDRLVT. 2015. Comissão de Coordenação e Desenvolvimento Regional de Lisboa e Vale do Tejo. Disponível em <http://www.ccdr-lvt.pt> (acedido em 10 de Julho de 2015).
- Cinzano, P., Falchi, F., Elvidge, C. D. 2001. The first world atlas of the artificial night sky brightness. *Monthly Notices of the Royal Astronomical Society*. 328: 689-707.
- Colijn, F., Jonge, V. N. 1984. Primary production of microphytobenthos in the Sem-Dollard Estuary. *Marine Ecology Progress Series*. 14: 185-196.
- Crawley, M. J. 2005. *Statistic: an introduction using R*. London: Wiley & Sons.
- Davidson, N.C., Laffoley, D. d'A., Way, L. S. 1998. Land-claim and recreational pressure on British estuaries. *International Wader Studies*. 10: 73-74.
- Delany, S., Scott, D., Dodman, T., Stroud, D. 2009. An atlas of wader populations in Africa and western Eurasia, Wageningen, Netherlands. Wetlands International and International Wader Study Group.
- Deschênes, J., Desrosiers, G., Ferron, allocation J., Cloutier, R., Stora, G. 2005. Environmental influence on activity levels and behavioural allocation in the polychaete *Nereis virens* (Sars). 317: 203-212.
- Dias, M. P., Granadeiro, J. P. 2008. Does traditional shellfishing affect foraging by waders? The case of the Tagus estuary. *Acta Oecologica*. 33: 188-196.
- Ducrottoy, J-P. Ecological. 2010. Ecological restoration of tidal estuaries in North Western Europe: an adaptive strategy to multi-scale changes. *Plankton Benthos Research*. 5: 174-184.
- Elphick, J. 2007. *Natural History Museum Atlas of Bird Migration*. London: Marshall Editions.
- Ens, B. J. 2006. The conflict between shellfisheries and migratory waterbirds in the Dutch Wadden Sea. *Waterbirds around the world*. Eds. G.C. Boere, C.A. Galbraith & D. A. Stroud. The Stationery Office, Edinburgh, UK. 806-811.
- Esselink, P., Zwarts, L. 1989. Seasonal trends in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series*. 56: 243-254.
- Esser, W., Vöge, S., Exo, K.M., 2008. Day-night activity of intertidal invertebrates and methods to estimate prey accessibility for shorebirds. *Senckenbergiana maritima* 38 (2). 115-122.
- Evans, A. 1987. Relative availability of the prey of wading birds by day and by night. *Marine Ecology Progress Series*. 37: 103-107.
- Flint, R.W., Kalke, R. 1986. Biological enhancement of estuarine benthic community structure. *Marine Ecology Progress Series*. 31: 23-33.

- Fonseca, V.G., Grade, N., Cancela da Fonseca, L. 2004. Patterns of association and habitat use by migrating shorebirds on intertidal mudflats and saltworks on the Tavira Estuary, Ria Formosa, southern Portugal. *Wader Study Group Bulletin*. 105: 50-55.
- Goeij, P.de., Luttikhuisen, P.C., Meer, J.Van der, Piersma, T, 2001. Facilitation on a intertidal mudflat: the effect of siphon nipping by flatfish on burying depth of the bivalve *Macoma balthica*. *Oecologia*. 126: 500-506.
- Granadeiro, J. P., Dias, M. P., Martins, R. C., Palmeirim, J. M. 2006. Variation in numbers and behaviour of waders during the tidal cycle: implications for the use of estuarine sediment flats. *Acta Oecologica*. 29: 293-300.
- Granadeiro, J.P., Santos, C.D., Dias, M.D., 2007. Environmental factors drive habitat partitioning in birds feeding in intertidal flats: implications for conservation. *Hydrobiology* 587, 291-302.
- Hering, D., Borja, A., Carstensen, J., Carvalho, L., Elliott, M., Feld, C. K., Heiskanen, A-S., Johnson, R. K., Moe, J., Pont, D., Solheim, A. L., Van de Bund, W. 2010. The European Water Framework Directive at the age of 10: A critical review of the achievements with recommendations for the future. *Science of the Total Environment*. 408: 4007-19.
- Hughes, R. N. 1969. A study of feeding in *Scrobicularia plana*. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 49: 805-824.
- Hughes, R. G. 2004. Climate change and loss of saltmarshes: consequences for birds. *Ibis*. 146: 21-28.
- Jesus, B., Perkins, R. G., Consalvey, M., Brotas, V., Paterson, D. M. 2006. Effects of vertical migrations by benthic microalgae on fluorescence measurements of photophysiology. *Marine Ecology Progress. Series*. 315: 55-66.
- Jones, J., Francis, C. M. 2003. The effects of light characteristics on avian mortality at lighthouses. *Journal of Avian Biology*. 34: 328-333.
- Kuwae, T., Miyoshi, E., Sassa, S., Watabe, Y. 2010. Foraging mode shift in varying environmental conditions by dunlin *Calidris alpina*. *Marine Ecology Progress Series*. 406: 281-289.
- Lalli, C.M., Parsons, T.R., 2001. Biological oceanography an introduction. Butterworth-Heinemann, Great-Britain.
- Lambert, R, Desroirs, G., Retier, C., Miron, G. 1992. Exploration of feeding area by *Nereis diversicolor* (Polychaeta) (Muller, O. F.)-preliminary data. *Cahiers de Biologie Marine*, 33: 43-54.
- Leitão, D., Catry, P., Costa, H., Elias, G.L., Reino, L.M. 1998. As Aves do Estuário do Tejo. Lisboa: ICN.
- Lopez, G.R., Levinton, J.S., 1987. Ecology of deposit-feeding animals in marine sediments. *The Quaterly Review of Biology*. 62, 235-260.

- Lourenço, P. L., Granadeiro, J. P., Palmeirim, J. M. 2005. Importance of drainage channels for waders foraging on tidal flats: relevance for the management of estuarine wetlands. *Journal of Applied Ecology*. 42:477-486.
- Lourenço, P.L., Silva, A., Santos, C.D., Miranda, A.C., Granadeiro, J.P., Palmeirim, J.M.. 2008. The energetic importance of night foraging for waders wintering in a temperate estuary. *Acta Oecologica*. 34: 122-129.
- Luczak, C., Menu, D., Rolet, C. 2013. A multilevel core sampler device to directly estimate food supply accessible to waders. *Open Journal of Marine Science*. 3: 52-65.
- Martins, R. C., Catry, T. Santos, C. D., Palmeirim, J. M., Granadeiro, J. P. 2013. Seasonal variations in the diet and foraging behaviour of dunlins *Calidris alpina* in a south European estuary: improved feeding conditions for northward migrants. *PLoS ONE*. 8(12): e81174. Doi:10.1371/journal.pone.0081174
- McLusky, D. S. 1989. *The Estuarine Ecosystem. Tertiary Level Biology*. 2ndEd. London: Blackie Academic & Professional.
- McLusky, D. S., Elliot, M. 2004. *The estuarine ecosystem. Ecology, threats and management*. Oxford University press.
- Mcneil, R., Drapeau, P., Goss-Custard, J. D. 1992. The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl. *Biological Reviews*. 67: 381-419.
- Mcneil, R., Díaz D., O., Liñero A., I., Rodriguez S., J.R., 1995. Day- and night-time prey availability for waterbirds in a tropical lagoon. *Canadian Journal of Zoology*. 73: 869-878.
- Message, S., Taylor, D. 2005. *Field guide to the waders of Europe, Asia and North America*. London: Christopher Helm.
- Moreira, F. 1994. Diet, prey-size selection and intake rates of black-tailed godwits *Limosa limosa* feeding on mudflats. *Ibis*. 136: 349-355.
- Moreira, F. 1995. The winter feeding ecology of Avocets *Recurvirostra avosetta* on intertidal areas. II. Diet and feeding mechanisms. *Ibis*. 137: 99-108.
- Moreira, F. 1996. Diet and feeding behavior of grey plovers *Pluvialis squatarola* and redshanks *Tringa totanus* in a southern European estuary. *Ardeola*. 43: 145-156.
- Moreira, F. 1997. The importance of shorebirds for energy fluxes in a food web on a south European estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 44: 67-78.
- Moreira, F. 1999. On the use by birds of intertidal areas of the Tagus estuary: implications for management. *Aquatic Ecology*. 33 (3): 301-309.
- Nielsen, A. M., Eriksen, N. T., Iversen, J. J. L. Riisgård, H. U. 1995. Feeding, growth and respiration in the polychaetes *Nereis diversicolor* (facultative filter-feeder) and *N. virens* (omnivorous) - a comparative study. *Marine Ecology Progress Series*. 125: 149-158.

- O'Connor, R. J. 1981. Patterns of shorebird feeding . In A. J. Pratter, Estuary Birds of Britain and Ireland (pp. 34-50). London: T & AD Poyser.
- Orvain, F. 2005. A model of sediment transport under the influence of surface bioturbation: generalization to the facultative suspension-feeder *Scrobicularia plana*. Marine Ecology Progress Series. 286: 43-56.
- Papasprou, S., Thessalou-Legaki, M., Kristensen, E. 2010. The influence of infaunal (*Nereis diversicolor*) abundance on degradation of organic matter in sandy sediments. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 393: 148-157.
- Pienkowski, M. W. 1982. Diet and energy intake of grey and ringed plovers, *Pluvialis squatarola* and *Charadrius hiaticula*, in the non-breeding season. Journal of Zoology. 197: 511-549.
- Piendowski, M. W. 1983. Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators. Marine Ecology Progress Series. 11: 141-150.
- Piersma, T. 1987. Production by intertidal benthic animals and limits to their predation by shorebirds: a heuristic model. Marine Ecology Progress Series. 38: 187-196.
- Piersma, T., Koolhaas, A. 1997. Shorebirds, shellfish(eries) and sediments around Griend, western Wadden Sea, 1988-1996. NIOZ-Report 1997-7, Texel.
- Piersma, T., Van Aelst, R., Kurk, K., Berkhoudt, H., Maas, L. R. M. 1998. A New Pressure Sensory Mechanism for Prey Detection in Birds: The use of Principles of Seabed Dynamics. Biological Sciences. 265: 1377-1383.
- Quammen, M. L. 1982. Influence of subtle substrate differences on feeding by shorebirds on intertidal mudflats. Marine Biology. 71: 339-343.
- Riisgård, H. U. 1991. Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*. Marine Ecology Progress Series. 70: 29-37.
- Robert, M., Mcneil, R. 1989. Comparative day and night feeding strategies of shorebirds species in a tropical environment. Ibis. 131: 69-79.
- Robinson, R. A., Crick, H. Q. P., Learmonth, J. A., Maclean, I. M. D., Thomas, C. D., Bairlein, F., Forchhammer, M. C., Francis, C. M., Gill, J. A., Godley, B. J., Harwood, J., Hays, G. C., Huntley, B., Hutson A. M., Pierce, G. J., Rehfish, M. M., Sims, D. W., Santos, M. B., Sparks, T. H., Stroud, D. A., Visser, M. E. 2009. Travelling through a warming world: climate change and migratory species. Endangered Species Research. 7: 87-89.
- Rosa, S., Granadeiro, J. P., Cruz, M., Palmeirim, J. M. 2007. Invertebrate prey activity varies along the tidal cycle and depends on sediment drainage: Consequences for the foraging behaviour of waders. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 357: 35-44.

- Rosa, S., Granadeiro, J.P., Vinagre, C., França, S., Cabral, H.N., Palmeirim, J.M., 2008. Impact of predation on the polychaete *Hediste diversicolor* in estuarine intertidal flats. *Estuarine, coastal and Shelf Science*. 78: 655-664.
- Ross, P. M., Adam, P. 2013. Climate change and intetidal wetlands. *Biology*. 2:445-480.
- Rothwell, P. I. 1992. Estuaries. *In* M. G. Barret, Coastal Zone Planning and Management (pp. 101-113). London: The authors and the Institution of Civil Engineers.
- Saburova, M.A., Polikarpov, I.G. 2003. Diatom activity within soft sediments: behavioural and physiological processes. *Marine Ecology Progress Series*. 251: 115-126.
- Santana, J. F. 2004. Actividade nocturna e diurnal das aves limícolas e das suas presas, no estuário do Tejo. Tese de licenciatura em Biologia Aplicada aos Recursos Animais, variante Terrestres, apresentada na Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.
- Santos, C.D., Miranda, A.C., Granadeiro, J.P., Lourenço, P.M., Saraiva, S., Palmeirim, J.M., 2010a. Effects of artificial illumination on the nocturnal foraging of waders. *Acta Oecologica*. 36: 166-172.
- Santos, C. D., Palmeirim, J. M., Granadeiro, J.P. 2010b. Choosing the best foraging microhabitats: individual skills constrain the choices of dunlins *Calidris alpina*. *Journal of Avian Biology*. 41: 18-24.
- Schlacher, T. A, Wooldridge, T. H. 1995. Small-scale distribution and variability of demersal zooplankton in a shallow, temperate estuary: tidal and depth effects on species-specific heterogeneity. harvestable by waders in the wadden sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behavior of tidal-flat invertebrates. *Cahiers de Biologie Marine*. 36: 211-227
- Snelgrove, P. V. R., Petrecca, R. F., Hongguang, M. 1999. In situ habitat selection by settling larvae of marine soft-sediment invertebrates. *Limnology and Oceanography*. 44 (5): 1341-1347
- Spruzen, F. L., Richardson, A. M. M., Woehler, E. J. 2008. Spatial variation of intertidal macroinvertebrates and environmental variables in Robbins Passage Wetlands, NW Tasmania. *Hydrobiologia*. 598: 325-342.
- Tran, D., Nadau, A., Durrieu, G., Ciret, P., Parisot, J. P., Massabuau, J. C. 2011. Field Chronobiology of a Molluscan Bivalve: how the moon and sun interact to drive oyster activity rhythms. *Chronobiology International*. 28 (4): 307-317.
- Van de Kam, J., Ens, B. J., Piersma, T. & Zwarts, L. 2004. Shorebirds. An illustrated behavioural ecology. Utrecht: KNNV Publishers.
- Yates, M. G., Goss-Custard, J. D., Mcgrorty, S., Lakhani, K. H., Durell, S.E.A.leV.dit, Clarke, R.T., Rispin, W. E., Moy, I., Yates, T., Plant, R. A., Frost, A.E. 1993. Sediment characteristics, invertebrate densities and shorebird densities on the inner banks of the Walsh. *Journal of Applied Ecology*. 30: 599-614.

- Ysebaert, T., Herman, P. M. J. 2002. Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationship with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. *Marine Ecology Progress Series*. 244: 105-124
- Zwarts, L. 1986. Burying depth of the benthic bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa) in relation to siphon cropping. *Journal of Experimental Biology and Ecology*. 101: 25-39
- Zwarts, L., Esselink, P. 1989. Versatility of male curlews *Numenius arquata* preying upon *Nereis diversicolor*: deploying contrasting capture modes dependent on prey availability. *Mar. Ecology Progress Series*. 56:255-269
- Zwarts, L., Wanink, J. 1989. Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Marine Biology*. 100: 227-240
- Zwarts, L., Wanink, J. H. 1991. The macrobenthos fraction accessible to waders may represent marginal prey. *Oecologia*. 87: 581-587
- Zwarts, L., Wanink, J. H. 1993. How the food supply harvestable by waders in the wadden sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behavior of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research*. 31: 441-476.

6. Anexos

6.1. Anexo I: Selecção dos modelos GLM excluindo os dados de Março.

Tabela a. Selecção dos modelos (GLM) relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (proporção de indivíduos activos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver métodos). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Selecção do Modelo					
Modelo	Variável	Teste		<i>p</i>	
I	zona × lua × período	—		—	
II	zona + lua + período	II × I		0.379	
	zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
III	zona + lua + período	III × II		0.563	
	zona × lua				
	zona × período				

Modelo Final					
Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	t	<i>p</i>
III	Intercept	-0.116	0.197	-0.589	0.558
	zona 1	1.087	0.319	3.406	0.001 *
	lua 1	-0.308	0.294	-1.045	0.300
	período 1	-2.244	0.340	-6.607	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.836	0.424	-1.972	0.053
	zona 1 × período 1	1.137	0.453	2.511	0.015 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela b. Selecção dos modelos (GLM) relacionando a actividade superficial do poliqueta *H. diversicolor* (proporção de indivíduos activos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por \times) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor p do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver métodos). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Seleção do Modelo			
Modelo	Variável	Teste	<i>p</i>
I	zona × lua × período	—	—
II	zona × lua × período	II × I	0.668
	zona × lua		
	zona × período		
	lua × período		
III	zona + lua + período	III × II	0.532
	zona × período		
	lua × período		
IV	zona + lua + período	IV × III	0.028 *
	zona × período		

Modelo Final					
Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	t	<i>p</i>
III	Intercept	-0.907	0.133	-6.796	<0.001 *
	zona 1	0.189	0.180	1.049	0.298
	lua 1	-1.093	0.205	-5.340	<0.001 *
	período 1	-3.395	0.587	-5.970	<0.001 *
	zona 1 × período 1	1.933	0.625	3.092	0.003 *
	lua 1 × período 1	-1.904	1.139	-1.672	0.099

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela c. Selecção dos modelos (GLM) relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (tempo de exposição) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver métodos). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Selecção do Modelo					
Modelo	Variável	Teste		<i>p</i>	
I	zona × lua × período	—		—	
II	zona + lua + período	II × I		0.643	
	zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
III	zona + lua + período	III × II		0.089	
	zona × período 1				
	lua × período 1				
Modelo Final					
Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	t	<i>p</i>
III	Intercepto	1.251	0.012	104.101	<0.001 *
	zona 1	0.100	0.015	6.780	<0.001 *
	lua 1	-0.080	0.016	-5.007	<0.001 *
	período 1	0.144	0.027	5.416	<0.001 *
	zona 1 × período 1	-0.068	0.030	-2.218	0.027 *
	lua 1 × período 1	0.102	0.030	3.412	0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela d. Selecção dos modelos (GLM) relacionando a actividade superficial do poliqueta *H. diversicolor* (tempo de exposição) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver métodos). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Seleção do Modelo					
Modelo	Variável	Teste		<i>p</i>	
I	zona + lua + período	—		—	
	zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
II	zona + lua + período	II × I		0.823	
	zona × lua				
	zona × período				
III	zona + lua + período	III × II		0.493	
	zona × lua				
IV	zona + lua + período	IV × III		0.173	
V	zona + período	V × IV		0.236	
Modelo Final					
Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	Valor-t	Valor- <i>p</i>
V	intercept	1.085	0.010	109.961	<0.001 *
	zona 1	0.046	0.014	3.404	0.001 *
	período 1	0.193	0.020	9.677	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela e. Selecção dos modelos (GLM) relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (varrimentos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver métodos). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Selecção do Modelo					
Modelo	Variável	Teste		<i>p</i>	
I	zona × lua × período	—		—	
II	zona + lua + período	II × I		0.678	
	zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
Modelo Final					
Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	Valor-t	<i>p</i>
II	Intercept	1.831	0.049	37.616	<0.001 *
	zona 1	0.453	0.060	7.558	<0.001 *
	lua 1	-0.429	0.096	-4.471	<0.001 *
	período 1	-1.893	0.227	-8.345	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.287	0.128	-2.232	0.026 *
	zona 1 × período 1	0.500	0.237	2.110	0.035 *
	lua 1 × período 1	0.881	0.177	4.967	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela f. Selecção dos modelos (GLM) relacionando o parâmetro biométrico do bivalve *S. plana* (comprimento do sifão) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver métodos). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Selecção do Modelo					
Modelo	Interacção	Teste		<i>p</i>	
I	zona × lua × período	—		—	
II	zona + lua + período	II × I		0.296	
	zona × lua				
	zona × período				
	lua × período				
III	zona + lua + período	III × II		0.298	
	zona × período				
	lua × período				
IV	zona + lua + período	IV × III		0.077	
	lua × período				
Modelo Final					
Modelo	Interacção	Estimativa	Erro Padrão	t	<i>p</i>
IV	Intercept	11.804	0.306	38.643	<0.001 *
	zona 1	2.279	0.353	6.460	<0.001 *
	lua 1	-2.816	0.425	-6.631	<0.001 *
	período 1	-3.491	0.461	-7.572	<0.001 *
	lua 1 × período 1	4.396	0.853	5.153	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela g. Selecção dos modelos (GLM) relacionando o parâmetro biométrico do poliqueta *H. diversicolor* (comprimento) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. A selecção do modelo final é efectuada por *stepwise deletion*, com as comparações de modelos cada vez mais simples baseadas no valor *p* do teste de qui-quadrado para cada par de modelos (ver métodos). As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Selecção do Modelo					
Modelo	Interacção	Teste		<i>p</i>	
I	zona + lua + período	—		—	
	zona × lua				
	Zona × período				
	lua × período				
II	zona + lua + período	II × I		0.985	
	zona × período				
	lua × período				
III	zona + lua + período	III × II		0.551	
	zona × período				
IV	zona + lua + período	IV × III		0.084	
Modelo Final					
Modelo	Interacção	Estimativa	Erro Padrão	t	<i>p</i>
IV	Intercept	11.599	0.270	42.939	<0.001 *
	zona 1	1.119	0.358	3.122	0.002 *
	lua 1	-2.854	0.509	-5.606	<0.001 *
	período 1	-2.831	0.574	-4.930	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

6.2. Anexo II: Modelos GLM com contribuição na selecção dos modelos GLM finais com os dados de Março e Abril agregados, e dos Modelos finais excluindo os dados de Março

Tabela a. Modelos completos (I e II), relativos à selecção dos modelos (GLM) com a lua nova de Março e Abril, relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (proporção de indivíduos activos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	-0.134	0.100	-0.669	0.505
	zona 1	1.243	0.348	3.576	0.001 *
	lua 1	-0.392	0.267	-1.469	0.145
	período 1	-2.171	0.400	-5.429	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-1.278	0.448	-2.854	0.005 *
	zona 1 × período 1	0.812	0.553	1.469	0.145
	lua 1 × período 1	0.593	0.517	1.148	0.254
	zona 1 × lua 1 × período 1	-0.015	0.728	-0.020	0.984
II	Intercept	-0.135	0.191	-0.705	0.482
	zona 1	1.246	0.304	4.103	<0.001 *
	lua 1	-0.390	0.247	-1.579	0.118
	período 1	-2.168	0.332	-6.526	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-1.284	0.351	-3.657	0.001 *
	zona 1 × período 1	0.804	0.357	2.249	0.023 *
	lua 1 × período 1	0.586	0.368	1.620	0.109

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela b. Modelos completos (I e II), relativos à selecção dos modelos (GLM) com a lua nova de Abril, relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (proporção de indivíduos activos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	-0.134	0.208	-0.642	0.523
	zona 1	1.243	0.363	3.429	0.001 *
	lua 1	-0.262	0.336	-0.778	0.439
	período 1	-2.172	0.417	-5.207	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-1.176	0.546	-2.156	0.035 *
	zona 1 × período 1	0.812	0.577	1.409	0.164
	lua 1 × período 1	-0.219	0.742	-0.295	0.769
	zona 1 × lua 1 × período 1	0.839	0.964	0.871	0.387
II	Intercept	-0.093	0.201	-0.464	0.644
	zona 1	1.223	0.328	3.420	0.001 *
	lua 1	-0.367	0.313	-1.173	0.245
	período 1	-2.340	0.382	-6.121	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.902	0.440	-2.051	0.044 *
	zona 1 × período 1	1.125	0.455	2.473	0.016 *
	lua 1 × período 1	0.268	0.462	0.589	0.564

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela c. Modelos completos (I, II e III), relativos à selecção dos modelos (GLM) com a lua nova de Março e Abril, relacionando a actividade superficial do poliqueta *H. diversicolor* (proporção de indivíduos activos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	-0.878	0.151	-5.828	<0.001 *
	zona 1	0.126	0.223	0.566	0.573
	lua 1	-2.014	0.302	-6.670	<0.001 *
	período 1	-3.390	0.607	-5.588	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	0.659	0.411	1.604	0.112
	zona 1 × período 1	1.957	0.679	2.887	0.005 *
	lua 1 × período 1	-14.470	1135.764	-0.013	0.990
II	Intercept	-0.876	0.150	-5.831	<0.001 *
	zona 1	0.122	0.223	0.548	0.585
	lua 1	-2.022	0.301	-6.718	<0.001 *
	período 1	-3.424	0.605	-5.656	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	0.675	0.408	1.653	0.102
	zona 1 × período 1	1.998	0.672	2.975	0.004 *
	lua 1 × período 1	-1.770	1.016	-1.743	0.085
III	Intercept	-0.970	0.142	-6.810	<0.001 *
	zona 1	0.323	0.187	1.729	0.087
	lua 1	-1.679	0.203	-8.255	<0.001 *
	período 1	-3.355	0.607	-5.526	<0.001 *
	zona 1 × período 1	1.827	0.664	2.752	0.007 *
	lua 1 × período 1	-1.514	1.005	-1.507	0.135

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela d. Modelos completos (I, II, e IV), relativos à selecção dos modelos (GLM) com a lua nova de Abril, relacionando a actividade superficial do poliqueta *H. diversicolor* (proporção de indivíduos activos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	-0.878	0.142	-6.170	<0.001 *
	zona 1	0.126	0.210	0.600	0.551
	lua 1	-1.210	0.292	-4.144	0.001 *
	período 1	-3.390	0.573	-5.916	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	0.240	0.413	0.582	0.563
	zona 1 × período 1	1.957	0.640	3.056	0.003 *
	lua 1 × período 1	-15.229	1520.144	-0.010	0.992
II	Intercept	-0.876	0.142	-6.192	<0.001 *
	zona 1	0.122	0.209	0.585	0.561
	lua 1	-1.217	0.290	-4.194	<0.001 *
	período 1	-3.418	0.570	-5.993	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	0.254	0.408	0.624	0.535
	zona 1 × período 1	1.992	0.634	3.143	0.003 *
	lua 1 × período 1	-2.004	1.153	-1.739	0.087
IV	Intercept	-0.873	0.134	-6.506	<0.001 *
	zona 1	0.191	0.184	1.039	0.303
	lua 1	-1.231	0.200	-6.153	<0.001 *
	período 1	-3.574	0.574	-6.224	<0.001 *
	zona 1 × período 1	1.909	0.634	3.009	0.004 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela e. Modelos completos (I e II), relativos à selecção dos modelos (GLM) com a lua nova de Março e Abril, relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (tempo de exposição) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	3.470	0.049	70.176	<0.001 *
	zona 1	0.413	0.068	6.111	<0.001 *
	lua 1	0.210	0.069	3.031	0.002 *
	período 1	0.517	0.116	4.453	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.539	0.101	-5.317	<0.001 *
	zona 1 × período 1	-0.212	0.140	-1.510	0.131
	lua 1 × período 1	-0.053	0.155	-0.341	0.734
	zona 1 × lua 1 × período 1	0.208	0.200	1.040	0.299
II	Intercept	3.482	0.048	72.691	<0.001 *
	zona 1	0.389	0.064	6.119	<0.001 *
	lua 1	0.185	0.065	2.847	0.004 *
	período 1	0.447	0.095	4.728	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.485	0.087	-5.557	<0.001 *
	zona 1 × período 1	-0.109	0.100	-1.095	0.274
	lua 1 × período 1	0.179	0.098	1.829	0.068

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela f. Modelos completos (I e II), relativos à selecção dos modelos (GLM) com a lua nova de Abril, relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (tempo de exposição) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	1.244	0.013	93.958	<0.001 *
	zona 1	0.112	0.018	6.373	<0.001 *
	lua 1	-0.059	0.023	-2.607	0.009 *
	período 1	0.139	0.029	4.725	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.042	0.032	-1.309	0.191
	zona 1 × período 1	-0.063	0.035	-1.794	0.073
	lua 1 × período 1	0.141	0.061	2.324	0.020 *
	zona 1 × lua 1 × período 1	-0.033	0.071	-0.464	0.642
II	Intercept	1.243	0.013	95.532	<0.001 *
	zona 1	0.115	0.017	6.701	<0.001 *
	lua 1	-0.056	0.021	-2.596	0.009 *
	período 1	0.145	0.027	5.413	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.049	0.029	-1.702	0.089
	zona 1 × período 1	-0.071	0.031	-2.336	0.020 *
	lua 1 × período 1	0.117	0.031	3.751	0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela g. Modelos completos (I, II, III e IV), relativo à selecção dos modelos (GLM) com lua nova de Março e Abril, relacionando a actividade superficial do poliqueta *H. diversicolor* (tempo de exposição) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo selecionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	2.983	0.034	87.335	<0.001 *
	zona 1	0.175	0.048	3.640	0.001 *
	lua 1	0.019	0.087	0.222	0.824
	período 1	0.722	0.153	4.728	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.028	0.118	-0.240	0.810
	zona 1 × período 1	-0.095	0.172	-0.551	0.582
	lua 1 × período 1	-0.010	0.309	-0.033	0.974
II	Intercept	2.983	0.034	87.380	<0.001 *
	zona 1	0.175	0.048	3.655	0.001 *
	lua 1	0.019	0.087	0.222	0.824
	período 1	0.722	0.152	4.730	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.029	0.116	-0.250	0.803
	zona 1 × período 1	-0.095	0.171	-0.559	0.576
III	Intercept	2.985	0.033	91.535	<0.001 *
	zona 1	0.170	0.044	3.883	0.001 *
	lua 1	0.003	0.058	0.053	0.958
	período 1	0.720	0.152	4.726	<0.001 *
	zona 1 : período 1	-0.091	0.170	-0.538	0.591
IV	Intercept	2.988	0.032	93.200	<0.001 *
	zona 1	0.164	0.042	3.877	0.001 *
	lua 1	0.003	0.058	0.048	0.962
	período 1	0.646	0.068	9.498	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela h. . Modelos completos (I, II, III e IV), relativo à selecção dos modelos (GLM) com lua nova de Abril, relacionando a actividade superficial do poliqueta *H. diversicolor* (tempo de exposição) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interações (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	1.093	0.011	98.717	<0.001 *
	zona 1	0.057	0.015	3.710	0.001 *
	lua 1	0.006	0.028	0.230	0.818
	período 1	0.217	0.045	4.851	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.058	0.040	-1.439	0.150
	zona 1 × período 1	-0.036	0.050	-0.707	0.480
	lua 1 × período 1	0.023	0.101	0.225	0.822
II	Intercept	1.093	0.011	98.770	<0.001 *
	zona 1	0.057	0.015	3.705	0.001 *
	lua 1	0.006	0.028	0.230	0.818
	período 1	0.217	0.045	4.854	<0.001 *
	zona 1 : lua 1	-0.056	0.039	-1.424	0.155
	zona 1 : período 1	-0.034	0.050	-0.688	0.492
III	Intercept	1.095	0.011	101.48	<0.001 *
	zona 1	0.054	0.015	3.667	0.001 *
	lua 1	0.005	0.028	0.172	0.864
	período 1	0.189	0.020	9.420	<0.001 *
	zona 1 : lua 1	-0.053	0.039	-1.363	0.173
IV	Intercept	1.098	0.010	105.937	<0.001 *
	zona 1	0.046	0.014	3.406	0.001 *
	lua 1	-0.023	0.020	-1.182	0.237
	período 1	0.190	0.020	9.490	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela i. Modelos completos (I), relativo à selecção do modelo (GLM) com lua nova de Março e Abril, relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (varrimentos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interações (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo selecionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	1.833	0.049	37.732	<0.001 *
	zona 1	0.450	0.060	7.504	<0.001 *
	lua 1	-0.628	0.082	-7.674	<0.001 *
	período 1	-1.950	0.268	-7.274	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.400	0.117	-3.417	0.001 *
	zona 1 × período 1	0.566	0.287	1.973	0.049 *
	lua 1 × período 1	1.147	0.329	3.488	0.001 *
	zona 1 × lua 1 × período 1	-0.162	0.374	-0.434	0.665

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite

Tabela j. Modelos completos (I), relativo à selecção do modelo (GLM) com lua nova de Abril, relacionando a actividade superficial do bivalve *S. plana* (varrimentos) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interações (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo selecionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	1.833	0.049	37.517	<0.001 *
	zona 1	0.450	0.060	7.461	<0.001 *
	lua 1	-0.437	0.098	-4.461	<0.001 *
	período 1	-1.950	0.270	-7.233	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.272	0.133	-2.051	0.040 *
	zona 1 × período 1	0.566	0.288	1.962	0.050 *
	lua 1 × período 1	1.065	0.471	2.262	0.024 *
	zona 1 × lua 1 × período 1	-0.213	0.508	-0.419	0.675

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela k. Modelos completos (I e II), relativo à selecção dos modelos (GLM) com lua nova de Março e Abril, relacionando o parâmetro biométrico do bivalve *S. plana* (comprimento do sifão) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interações (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo selecionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	11.776	0.344	34.213	<0.001 *
	zona 1	2.335	0.471	4.962	<0.001 *
	lua 1	-2.061	0.483	-4.269	<0.001 *
	período 1	-4.192	0.808	-5.187	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-1.874	0.705	-2.658	0.008 *
	zona 1 × período 1	0.942	0.976	0.965	0.335
	lua 1 × período 1	3.457	1.080	3.200	0.001 *
	zona 1 × lua 1 × período 1	0.778	1.390	0.560	0.576
II	Intercept	11.822	0.333	35.463	<0.001 *
	zona 1	2.246	0.443	5.073	<0.001 *
	lua 1	-2.155	0.453	-4.761	<0.001 *
	período 1	-4.455	0.657	-6.777	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-1.674	0.607	-2.756	0.006 *
	zona 1 × período 1	1.325	0.695	1.908	0.057
	lua 1 × período 1	3.928	0.679	5.781	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela I. Modelos completos (I, II e III), relativo à selecção dos modelos (GLM) com lua nova de Abril, relacionando o parâmetro biométrico do bivalve *S. plana* (comprimento do sifão) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interações (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo selecionado.

Modelo	Interacção	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	11.775	0.352	33.461	<0.001 *
	zona 1	2.335	0.481	4.853	<0.001 *
	lua 1	-2.276	0.589	-3.862	0.001 *
	período 1	-4.192	0.826	-5.073	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-1.174	0.850	-1.382	0.167
	zona 1 × período 1	0.942	0.998	0.944	0.345 "
	lua 1 × período 1	2.987	1.756	1.701	0.089 '
	zona 1 × lua 1 × período 1	2.129	2.036	1.046	0.296
II	Intercept	11.838	0.347	34.155	<0.001 *
	zona 1	2.216	0.468	4.740	<0.001 *
	lua 1	-2.455	0.564	-4.351	<0.001 *
	período 1	-4.542	0.755	-6.015	<0.001 *
	zona 1 × lua 1	-0.803	0.772	-1.040	0.298
	zona 1 × período 1	1.453	0.870	1.671	0.095
	lua 1 × período 1	4.571	0.888	5.146	<0.001 *
III	Intercept	11.976	0.320	37.388	<0.001 *
	zona 1	1.959	0.397	4.938	<0.001 *
	lua 1	-2.841	0.425	-6.692	<0.001 *
	período 1	-4.549	0.755	-6.024	<0.001 *
	zona 1 × período 1	1.531	0.866	1.768	0.077
	lua 1 × período 1	4.315	0.854	5.056	<0.001 *

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela m. Modelos completos (I, II e III), relativo à selecção dos modelos (GLM) com lua nova de Março e Abril, relacionando o parâmetro biométrico do poliqueta *H. diversicolor* (comprimento) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interacções (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo seleccionado.

Modelo	Variável	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	11.678	0.287	40.765	<0.001 *
	zona 1	0.949	0.403	2.354	0.019 *
	lua 1	-2.822	0.733	-3.848	0.001 *
	período 1	-4.796	1.281	-3.743	0.001 *
	zona 1 × lua 1	0.445	0.990	0.451	0.652
	zona 1 × período 1	2.543	1.442	1.764	0.078
	lua 1 × período 1	-1.187	2.593	-0.458	0.647
II	Intercept	11.641	0.274	42.468	<0.001 *
	zona 1	1.023	0.368	2.780	0.006 *
	lua 1	-2.577	0.492	-5.234	<0.001 *
	período 1	-4.758	1.278	-3.723	0.001 *
	zona 1 × período 1	2.469	1.432	1.724	0.085
	lua 1 × período 1	-0.985	2.553	-0.386	0.700
III	Intercept	11.646	0.274	42.576	<0.001 *
	zona 1	1.024	0.368	2.784	0.005 *
	lua 1	-2.614	0.483	-5.413	<0.001 *
	período 1	-4.764	1.277	-3.729	0.001 *
	zona 1 × período 1	2.414	1.424	1.695	0.090

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

Tabela n. Modelos completos (I, II e III), relativo à selecção dos modelos (GLM) com lua nova de Abril, relacionando o parâmetro biométrico do poliqueta *H. diversicolor* (comprimento) com a zona de amostragem (Expo – iluminada vs. Hortas – não iluminada), a fase da lua (nova vs. cheia) e o período (noite vs. dia). Para cada modelo são apresentadas as variáveis e interações (representadas por ×) incluídas. As estimativas dos coeficientes e os erros padrão são apresentadas para o modelo selecionado.

Modelo	Interacção	Estimativa	Erro Padrão	<i>t</i>	<i>p</i>
I	Intercept	11.678	0.287	40.805	<0.001 *
	zona 1	0.949	0.403	2.356	0.019 *
	lua 1	-2.822	0.733	-3.852	0.001 *
	período 1	-4.796	1.280	-3.747	0.001 *
	zona 1 × lua 1	0.019	1.035	0.019	0.985
	zona 1 × período 1	2.543	1.440	1.765	0.078
	lua 1 × período 1	-1.697	2.878	-0.589	0.556
II	Intercept	11.677	0.275	42.476	<0.001 *
	zona 1	0.952	0.371	2.567	0.010 *
	lua 1	-2.812	0.517	-5.435	<0.001 *
	período 1	-4.794	1.277	-3.755	0.001 *
	zona 1 × período 1	2.540	1.431	1.775	0.076
	lua 1 × período 1	-1.687	2.830	-0.596	0.551
III	Intercept	11.685	0.274	42.580	<0.001 *
	zona 1	0.952	0.371	2.567	0.010 *
	lua 1	-2.869	0.509	-5.641	<0.001 *
	período 1	-4.803	1.276	-3.763	0.001 *
	zona 1 × período 1	2.465	1.425	1.730	0.084

zona: Expo = 0, Hortas = 1; lua: lua cheia = 0, lua nova = 1; período: dia = 0, noite = 1

6.3. Anexo III: Fotografias das áreas de estudo e algumas imagens de vídeo (filmagens)

Figura a. Área intertidal de sedimento vasoso durante a baixa-mar diurna, na zona não iluminada do estuário do Tejo, Hortas.



Figura b. Área intertidal de sedimento vasoso durante a baixa-mar nocturna, na zona iluminada do estuário do Tejo, Expo, Lisboa.



Figura c. Imagem de vídeo numa área de sedimento vasoso filmada durante a baixa-mar diurna. Indivíduos de *S. plana* (sifões) assinalados na superfície do sedimento.



Figura d. Secção destacada, de imagem de vídeo de uma área de sedimento vasoso filmada durante a baixa-mar diurna. Indivíduo de *H. diversicolor* assinalado na superfície do sedimento

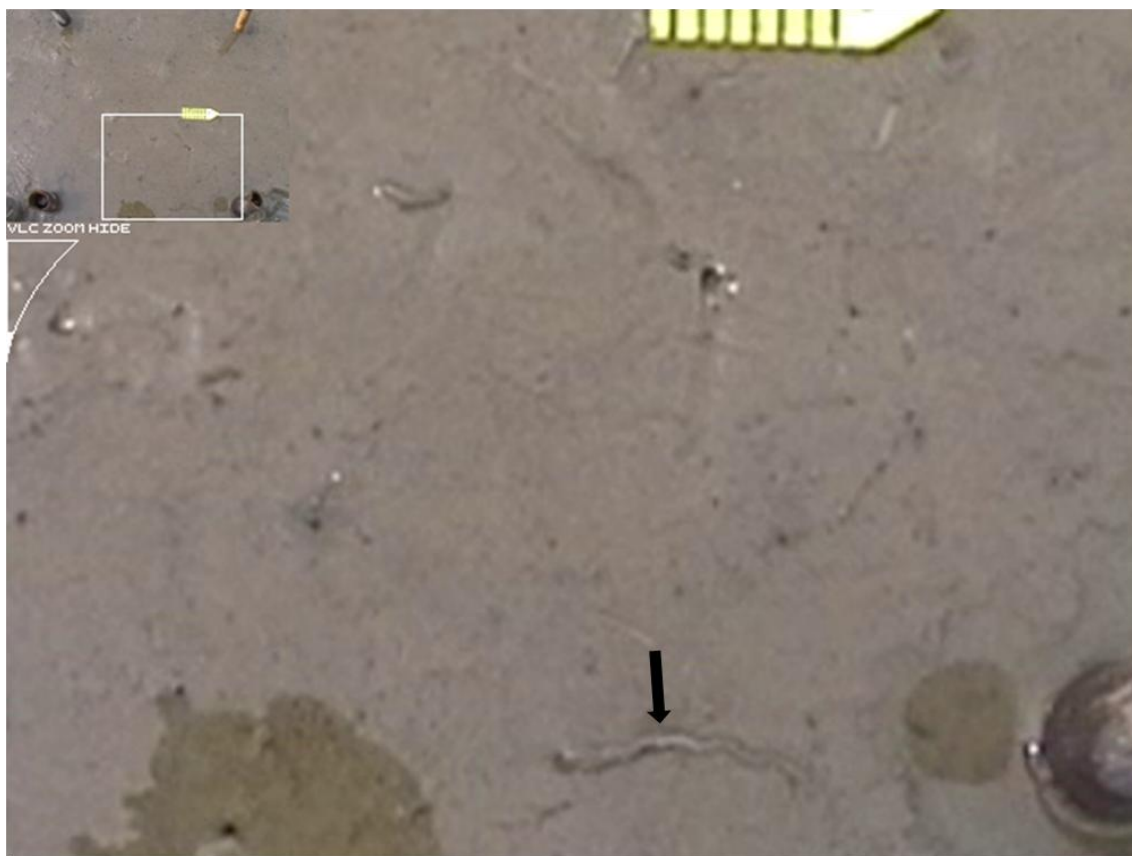


Figura e. Imagem de vídeo de uma área de sedimento vasoso filmada durante a baixa-mar noturna.

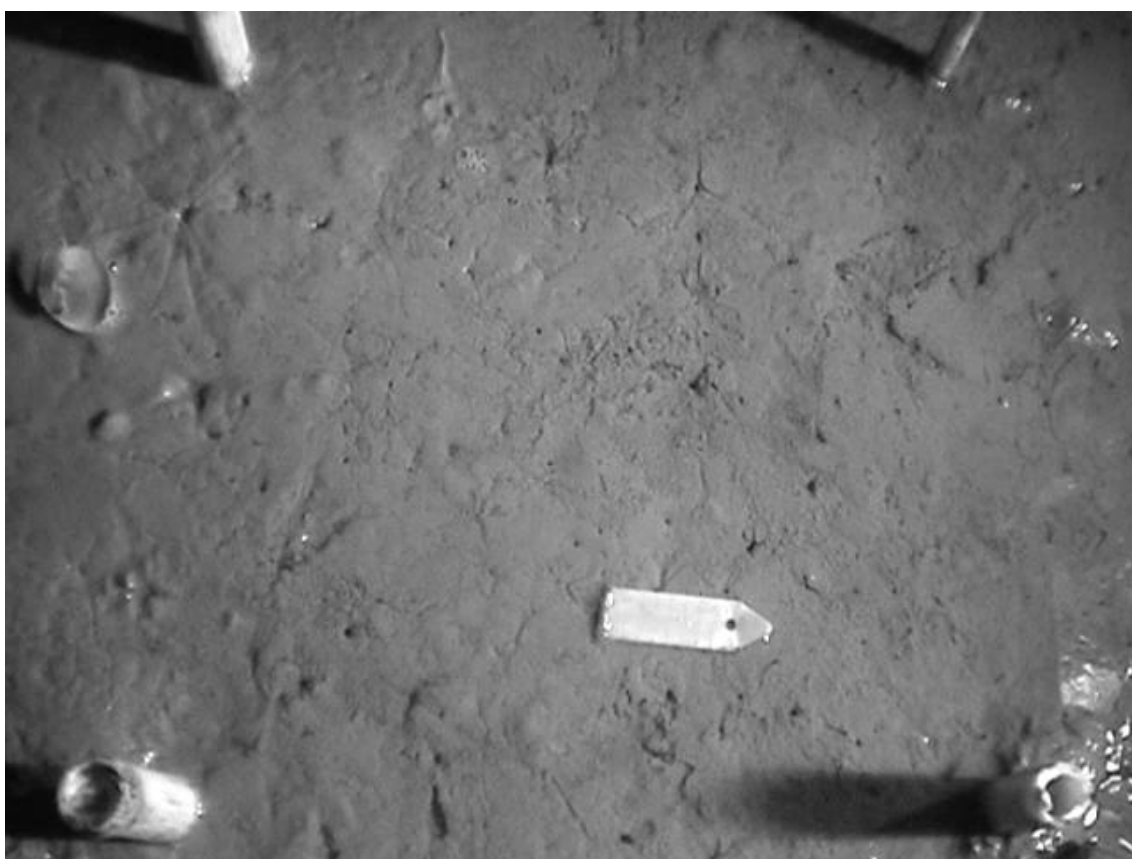


Figura f. Secção destacada, de imagem de vídeo de uma área de sedimento vasoso filmada durante a baixa-mar nocturna. Indivíduo de *S. plana* (sifão) assinalado na superfície do sedimento.

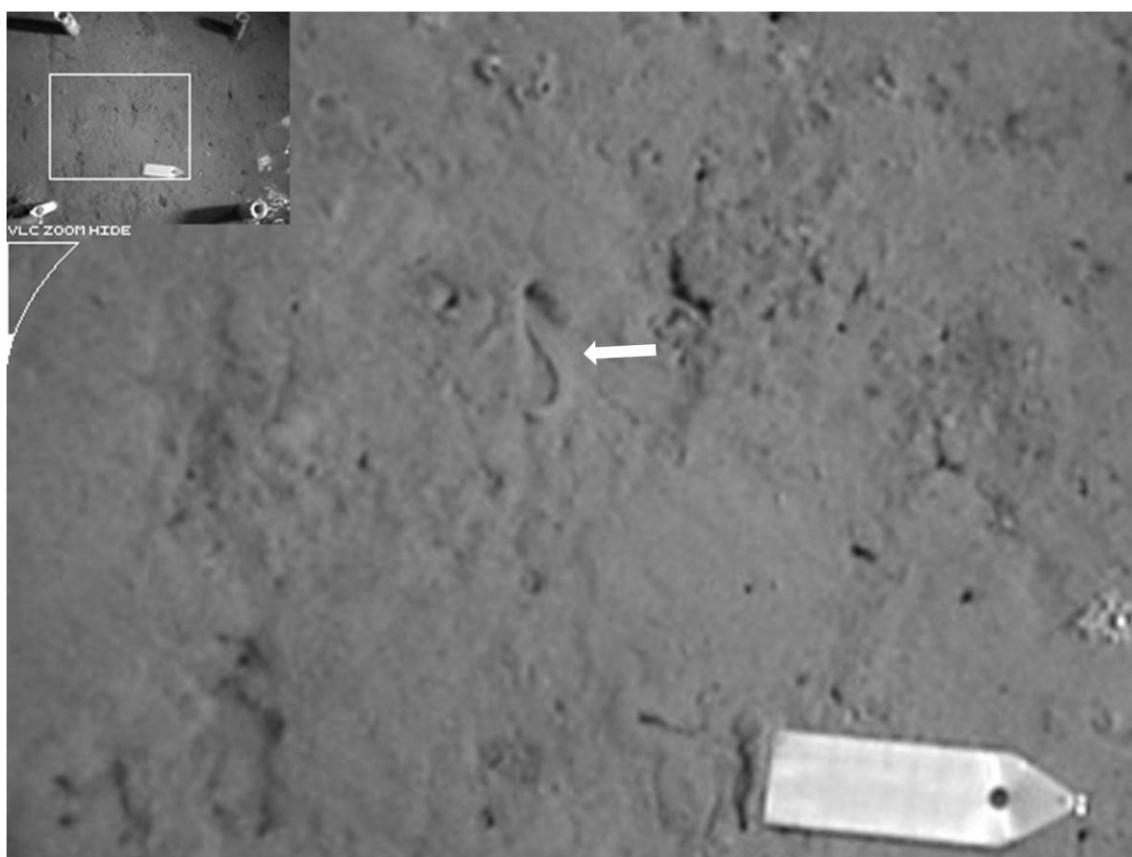


Figura g. Secção destacada, de imagem de vídeo, de uma área de sedimento vasoso filmada durante a baixa-mar nocturna. Indivíduo de *H. diversicolor* assinalado na superfície do sedimento

